Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus mit besonderer Berücksichtigung der keimbahnbegleitenden Substanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Hans Sachtleben

aus Magdeburg.

Eingereicht am 30. November 1916.

München 1918.

Kgl. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

Diss. München
1916.

Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus mit besonderer Berücksichtigung der keimbahnbegleitenden Substanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

vorgelegt von

Hans Sachtleben
aus Magdeburg.

Eingereicht am 30. November 1916.

München 1918.
Kgl. Hof- und Universitäts-Buchdruckerei von Dr. C. Wolf & Sohn.

Inhalt.

1. Einleitung 5
2. Material und Technik 7
3. Das Verhalten der Keimbahnsubstanzen während der Entwicklung der Keimzellen 10
   a) Angaben in der Literatur 10
   b) Eigene Beobachtungen über das Verhalten der keimbahnbegleitenden Substanzen bei Chironomus 17
      α) in der indifferenten Geschlechtsdrüse 17
      β) im Hoden 22
      γ) im Ovar. Dessen Bau und Entwicklung 24
4. Die Entstehung der Keimbahnsubstanzen 36
   a) Literaturüberblick 36
   b) Die Entstehung des Keimbahnplasmas von Chironomus . . . 41
5. Die Bedeutung der keimbahnbegleitenden Substanzen 44
6. Zusammenfassung einiger Resultate 49
7. Literaturverzeichnis 51
8. Tafelerklärung 56
9. Erklärung der Textfiguren 59

I. Einleitung.

Bei vielen Metazoen, vornehmlich aus den Gruppen der Gliederfüßler und Würmer, sondern sich die Keimzellen schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium, meist schon während der ersten Furchungsteilungen, vom übrigen Zellmaterial, entstammen keinem der drei die übrigen Organsysteme bildenden Keimblätter und besitzen somit eine gesonderte Anlage, eine Primitivanlage.

Wenn man nun die Angaben über derartige frühe Sonderung der Geschlechtszellen verfolgt, findet man, daß gerade bei den Tieren, bei denen eine solche festgestellt wurde, sich häufig im Plasma der Keimzellen besondere Einschlüsse finden, die von verschiedener Herkunft sind und bei der Entstehung der jungen Geschlechtszellen nur in diese und nicht auch in die somatischen Zellen eingehen und den weiteren Entwicklungsgang der Keimzellen, die Keimbahn, begleiten.

Hier sei der Umfang der Erscheinung nur kurz geschildert. Unter den Insekten findet sie sich bei Dipteren (Chironomiden, Cecidomyiden, Musciden), bei Hymenopteren (Ichneumoniden, Chalcididen, Cynipiden, Formiciden), bei Coleopteren (Chrysomeliden); unter den Crustaceen bei Cladoceren und Copepoden, unter den Würmern bei Sagitta.

Gemeinsam haben diese Substanzen, daß sie, soweit die betreffenden Eier totale Furchung besitzen, während der ersten Teilungsschritte ungeteilt in nur eine der beiden Tochterzeller eingehen, bis eine Zelle entsteht, welche keine somatischen der Einschlüsse entbehrenden Zellen mehr abgibt und als Ur geschlechtszelle bezeichnet werden kann. Durch die Entwicklung eines superfiziellen Furchungstypus aber werden diese Dinge dahin abgeändert, daß die Substanz fern von den ersten im

Eiinnern ablaufenden Teilungen an der Oberfläche des vegetativen Pols liegt und erst mit Beginn der Blastodermbildung besonderen Zellen zugeteilt wird. In diesen Fällen werden dann von den mit der besonderen Substanz beladenen Zellen keine somatischen Zellen mehr abgegeben.

Es liegt nach solchen Befunden nahe, diesen Körpern geradezu eine determinierende Bedeutung zuzuschreiben. Sie stempeln von vornherein einen Bezirk des Eies zum Keimplasma der nächsten Generation. Tatsächlich werden die Dinge auch ziemlich allgemein so aufgefaßt, zumal sich noch das Experiment (Hegner, 1908 bis 1911) hinzugesellte, mit dessen Hilfe man das besondere Plasma entfernen konnte und einen Embryo ohne Gonaden erzielte.

Ein tieferes Eindringen in die Natur und die Rolle der keimbahnbegleitenden Substanzen aber steht noch aus. Zwei Wege sind es vor allem, die uns hier Fortschritte verheißen. Es muß die Entstehungsweise der Substanz im Ei bei den einzelnen Gruppen vergleichend untersucht werden; ferner darf sich das Studium der Embryonalentwicklung nicht mit dem Befunde begnügen, daß die Zellen, in die die fraglichen Substanzen eingegangen sind, wirklich Urgeschlechtszellen darstellen, sondern das Verhalten der „Determinanten“ muß auch während der ganzen weiteren Entwicklung der Geschlechtsdrüsen verfolgt werden. Während man zu dem ersten Punkte schon eine Reihe genauerer Beobachtungen, auf die später noch einzugehen sein wird, besitzt, ist über den zweiten noch recht wenig bekannt. Ihm sollte vor allem die vorliegende Untersuchung gelten. Ist es doch sehr wohl möglich, daß die Rolle der spezifischen Substanzen nicht mit dem Determinieren des Plasmas ausgespielt ist, sondern, daß diese in der wachsenden Gonade noch weitere Bedeutung gewinnt. Anzeichen für ein weiteres Erhaltenbleiben lagen zudem schon vor; für diesen Fall mußte es auch von besonderem Interesse sein, die Entwicklung der Gonaden beider Geschlechter bezüglich der Plasmaeinschlüsse zu vergleichen.

Als Objekt wurde aus mehreren Gründen Chironomus gewählt, einmal, weil hier bereits für die ersten Stadien genauere Untersuchungen von Hasper (1911) vorlagen, dann weil, wie

wir sehen werden, alte Beobachtungen von Balbiani (1885) die weitere Persistenz der Substanz vermuten ließen und endlich, weil das Objekt leicht in Menge zu beschaffen ist und die Möglichkeit bequemer Zucht versprach.

Die vorliegende Arbeit entstand im zoologischen Institut der Universität München und beschäftigte mich vom Herbst 1914 bis Herbst 1916.

Herrn Privatdozenten Dr. P. Buchner, der die Anregung zur Arbeit gab und ihren Fortgang mit größtem Interesse verfolgte, schulde ich für Rat und Tat, womit er mir jederzeit zur Seite stand, den allerbesten Dank.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor R. Hertwig bin ich für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und seine vielen wertvollen Ratschläge zu großem Dank verpflichtet.

Herrn E. O. Engel, wissenschaftlicher Hilfsarbeiter an der zoologischen Staatssammlung, danke ich herzlich für die Unterstützung bei der systematischen Bestimmung des Materials.

2. Material und Technik.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an einer Mücke, Chironomus tendens Fabr., ausgeführt. Das Material hierzu erlangte ich durch Zuchten in den Jahren 1914—1916. Dieselben verliefen folgendermaßen: Von der Aquarienhandlung Hans Beck, Fürth i. B., erhielt ich „rote Mückenlarven“, unter welchem Namen man die Larven von Chironomus vom Juli bis April im Handel beziehen kann. In einer solchen Sendung befanden sich verschieden große und also auch verschieden alte Larven. Von diesen wurde ein Teil gleich konserviert, ein Teil wurde in Aquarien gesetzt, die zu einem Viertel mit Schlamm und zu zwei Viertel mit Wasser gefüllt waren. Hier verpuppten sich die Larven, im Sommer nach 10—14 Tagen, im Winter nach vier Wochen, und nach einem etwa viertägigen Puppenstadium schlüpften in den jetzt mit Gaze bedeckten Behältern die Imagines aus. Während der ganzen Dauer der

Zucht müssen die Gefäße gut durchlüftet werden. Denn sobald die Durchlüftung längere Zeit, oft nur einen Tag, still stand, entwickelten sich die Tiere nicht weiter; ja bei längerem Aussetzen der Durchlüftung starb sogar ein Teil der Tiere ab. Anfangs wurden in den Wintermonaten die Aquarien geheizt, doch zeigte sich, daß dies nicht nötig war; wenn die Behälter nur im geheizten Raum standen, ging die Entwicklung der Larven zur Imago ebenso gut, wenn auch etwas langsamer, vor sich.

Zur Gewinnung der jungen Larvenstadien wurden jeweils nur diejenigen Imagines, Männchen und Weibchen, die am selben Tag aus der Puppenhaut geschlüpft waren, in dasselbe Aquarium übertragen, wo dann auch alle Weibchen fast gleichzeitig in einer Nacht, meist der dritten nach dem Ausschlüpfen, ablaichten. Es war dies für die Altersbestimmung der jungen Larven wichtig, denn die aus den Eierschnüren derselben Zucht schlüpfenden Larven waren auf diese Weise fast gleichaltrig.

Übereinstimmend mit den früheren Autoren beobachtete ich, daß die jungen Larven nach vier bis sechs Tagen, je nach der Jahreszeit, das Ei verließen. Leider ergaben die Zuchten recht schlechte Resultate, da sich die meisten Eierschnüre nicht entwickelten. So schlüpften häufig bei etwa dreißig in einem Behälter vorhandenen Eierschnüren nur aus zwei oder drei derselben junge Larven aus.

Von denselben wurde fortlaufend ein Teil konserviert, von jüngeren Stadien alle zwei bis drei Tage, von älteren in größeren Zwischenräumen.

Auch die weitere Zucht der jungen Larven bereitete rechte Schwierigkeiten; denn dieselben starben meist ab, wenn sie ein Alter von von vier Wochen erreicht hatten. Nur einmal gelang es mir, auch sechs Wochen alte Larven zu erzielen.

Doch wurde dieser Mißerfolg dadurch wieder gut gemacht, daß die jüngsten Tiere, die sich in den Sendungen vorfanden, nach der Größe des ganzen Tieres und besonders auch nach der Größe und Entwicklung der Geschlechtsorgane nur etwa acht bis vierzehn Tage älter waren als die ältesten, durch Zucht erlangten; so daß doch alle Phasen der Entwicklung der Keim-

zellen vom Ausschlüpfen der jungen Larve aus dem Ei bis zur ausgebildeten Mücke verfolgt werden konnten, während die Entwicklung der Geschlechtszellen im Ei, wie wir später berichten werden, schon von Hasper (1911) studiert wurde.

Die Dauer der ganzen Entwicklung von Chironomus möchte ich auf ungefähr acht bis zehn Wochen im Sommer, im Winter dagegen, je nach der Temperatur, einige Wochen länger, einschätzen.

Entgegen den Mitteilungen der früheren Autoren, die sich mit Chironomus beschäftigten und alle über die schwierige Artbestimmung klagen, konnte bei meinem Objekt durch Züchtung der Imagines die Art mit Sicherheit nach Schiners (1862) Diagnosen als Chironomus tendens Fabr. festgestellt werden.

Jedoch gelang auch mir, ebensowenig als den früheren Autoren, die Unterscheidung von Chironomusarten im Larvenzustand. Denn in den letzten Sendungen (1916) traten, wie dies später die Bestimmung der Imagines ergab, außer der zur Untersuchung verwandten Form noch eine weitere Chironomusart, Chironomus sordidellus Ztt., und eine Tanypusart, Ablabesmyia nebulosa Mg., auf. Jedoch ließen die Schnittbilder sofort an der verschiedenen Größe, dem abweichenden Verhalten und Aussehen der Zellen erkennen, ob die Präparate von Chironomus tendens Fabr. oder anderen Arten stammten, so daß ich hoffen darf, daß meine Untersuchung lediglich an Chironomus tendens Fabr. angestellt wurde.

Unter den ersten Zuchten trat auch eine Larvenform auf, die sich durch ihre gelblich-weiße Färbung sogleich von den andern korallenroten unterschied, deshalb isoliert und allein weiter gezüchtet wurde und die, wie die Bestimmung der Imagines ergab, zum Genus Prodiamesa Kieffer gehörte.

Hinzufügen will ich noch, daß die Larven in den meisten Fällen infiziert waren von einer Mermisart, die das Betrachten der Schnittbilder häufig recht unangenehm erschwerte. Daß jedoch dieselbe an dem frühen Absterben der jungen Larven nicht schuld war, geht daraus hervor, daß sie auch in den älteren geschickten Larven, die sich trotzdem als durchaus lebenskräftig erwiesen, zu finden war.

Konserviert wurde das Material in der Weise, daß junge Larven bis zum Alter von vier Wochen ganz in die Fixierungsflüssigkeit kamen, den älteren Larven und den Puppen dagegen wurden in derselben die vorderen und hinteren Körpersegmente abgeschnitten, so daß die Flüssigkeit freien Zutritt zu dem die Geschlechtsteile enthaltenden Abdominalabschnitt hatten. Die Ovarien der Imagines endlich konnten leicht mit einer Pinzette, ebenfalls in der Fixierungsflüssigkeit, herausgezogen werden.

Wie die Zucht der Larven, so war auch ihre Konservierung recht schwierig, da die meisten Fixationsmittel, zu denen leider auch das Bendasche gehörte, zu langsam eindrangen.

Nach einer Reihe vergeblicher Versuche mit den verschiedensten Konservierungsmethoden erwies sich Carnoys Gemisch als am besten geeignet, und zwar in der Zusammensetzung:

1 Teil Eisessig, 6 Teile absoluter Alkohol, 3 Teile Chloroform. Jedoch eigenete sich das Konservierungsmittel nicht für die isolierten Ovarien der Imagies. Diese wurde am besten mit Bouins Mittel konserviert:

15 Teile gesättigter Pikrinsäurelösung, 5 Teile Formol, 1 Teil Essigsäure.

Eingebettet wurden die Objektive durch Xylol in Paraffin und in Schnitte von 5 und 7,5 μ zerlegt.

Von Färbungsmitteln wurde fast durchweg Heidenhains Hämatoxylin angewendet. Als Plasmafarbe wurde in einigen Fällen Eosin oder Lichtgrün benutzt. Ferner wurden Schnitte verschiedener Stadien zur Kontrolle mit Safranin, Safranin-Lichtgrün und Delafields Hämatoxylin behandelt.

3. Das Verhalten der Keimbahnsubstanzen während der Entwicklung der Keimzellen.

a) Angaben in der Literatur.

Bevor ich das Verhalten der keimbahnbegleitenden Substanzen bei Chironomus schildere, sei es gestattet, erst einmal zu vergleichen, wie bei den einzelnen Arten die anfängliche Struktur dieser Substanzen ist, wie weit dieselben im Lauf der

Keimbahn verfolgt wurden und wie sie hierbei ihre Struktur verändern.

Recht mannigfaltige Gebilde werden uns da vor Augen geführt, und recht verschiedenartige Namen von den einzelnen Autoren für dieselben geprägt. Bald ist es eine wurst- oder flaschenförmige Masse, die mit wenigen Vakuolen versehen etwas unter der Oberfläche im Protoplasma eingebettet liegt oder auch zuweilen noch ganz von Dotter umgeben ist wie der Keimbahnkörper von Chironomus, der von Ritter (1890) „Keimwulst" und von Hasper (1911) „Keimbahnplasma" benannt wird. Ihm ähnelt das „polare Plasma" von Miastor (Kahle 1908). Bald ist es eine körnige Platte, die „Polplatte" von Calliphora (Noack 1901), die sich allmählich in Wolken kleiner Körnchen umbildet. Ähnlich zeigt sich auf Totalpräparaten die scheibenförmige Masse, „pole-disc" der Chrysomeliden (Hegner 1909; Wieman 1910), die sich auf Schnitten als körnige Linie darstellt. Dann wieder sehen wir rundliche Körper, die bald kompakter erscheinen, wie bei Sagitta (Buchner 1910) und den Cladoceren (Kühn 1911, 1913), bald vakuolisiert sind wie der „nucleolo" parasitischer Hymenopteren (Silvestri 1906, 1908).

Allen diesen Substanzen aber ist die Lage am hinteren Eipol und ihre starke Affinität zu Chromatinfarben gemeinsam. Die Schilderung ihrer Entstehung soll dem folgenden Kapitel vorbehalten bleiben.

Auch das weitere Schicksal dieser Substanzen ist recht verschiedenartig und auf mannigfache Weise wird hierbei ihre Struktur verändert.

Am weitesten konnte zweifellos der Keimbahnkörper von Sagitta verfolgt werden (Buchner 1910). Während der fünf ersten Teilungsschritte gelangt er jeweils nur in eine Tochterzelle. Währenddessen hat aber die gewöhnliche runde Form des Körpers einer mehr unregelmäßigen Platz gemacht, beim fünften Teilungsschritt gelangt er in den Bereich eines Strahlungspols und wird völlig in eine Menge kleiner Schollen und Stäbe zertrümmert, offenbar unter dem Einfluß desselben. Die Zelle, die diese Schollen erhalten hat, gibt nun keine somatischen

Zellen mehr ab, sondern erweist sich durch ihr weiteres Verhalten als Urgeschlechtszelle. Sie teilt sich während der Furchung nur noch einmal, wobei beide Tochterzellen Abkömmlinge des Keimbahnkörpers erhalten. Auch während der Gastrulation und des Übertritts der sich jetzt erneut teilenden Urgeschlechtszellen in das Lumen der Gastrula ist stets das Plasma dieser Zellen durch die Keimbahnsubstanzen dunkel granuliert. Doch noch weiter konnten diese Plasmaeinschlüsse verfolgt werden. In sehr jungen männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen finden sich im Plasma der Keimzellen eine Anzahl runder und länglicher Chromatinbrocken, die in der Anaphase erhalten bleiben, sich auf beide Tochterzellen verteilen und auch in ruhenden Zellen wieder gefunden werden konnten. Wenn auch leider die Stadien zwischen diesen jungen und schon differenzierten Geschlechtsdrüsen und den bei der Gastrulation geschilderten Urgeschlechtszellen fehlen, machen es doch Buchners Darlegungen wahrscheinlich, daß diese „Keimbahnchromidien" in Zusammenhang stehen mit den Einschlüssen im Plasma der Urgeschlechtszellen. Auch während der Ovo- und Spermatogenese sollen sich diese „Chromidien" noch erhalten und eine gewisse Rolle spielen, doch sind diese Angaben nach persönlichen Mitteilungen Buchners nicht gesichert.

Recht ähnlich liegen nach Kühns Untersuchungen die Verhältnisse bei Cladoceren (1911, 1913). Auch hier wird der Keimbahnkörper während der drei ersten Furchungsteilungen stets nur einer Tochterzelle zugeteilt, auch hier zerfällt er unter dem Einfluß eines Strahlenpols; im 16-Zellenstadium verteilt er sich in einzelnen Klümpchen über das ganze Plasma der ihn enthaltenden Zelle und gelangt beim fünften Furchungsschnitt in beide Tochterzellen, dieselben zu Urgeschlechtszellen stempelnd. Auch während der ganzen weiteren Entwicklung sind stets die Geschlechtszellen durch die Reste eines Nährzellkerns gekennzeichnet, der hier, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, den Keimbahnkörper bildet. „Die ganze Keimbahn (von Polyphemus pediculus de Geer) wird dadurch charakterisiert, daß die Zerfallsprodukte eines Nährzellkerns in dem

Plasma der Keimbahnzellen und der Urkeimzellen mitgeführt werden.“ (Kühn 1913). Leider brechen an dieser Stelle Kühns Untersuchungen ab, so daß hier, wie wir auch weiterhin bei allen anderen Objekten sehen werden, jegliche Angaben über das Schicksal der Substanzen während der postembryonalen Entwicklung fehlen.

Recht auffallend ist nun aber, daß bei den anderen Crustaceen, bei denen keimbahnbegleitende Substanzen bekannt sind, den Copepoden, die Verhältnisse recht abweichend von den bei Cladoceren geschilderten liegen. (Haecker 1897, 1902; Amma 1911.) Denn die hier in Form sogenannter „Ektosomen oder Außenkörnchen“ auftretenden Keimsubstanzen werden bei jedem Teilungsschritt im Umkreis eines Spindelpols neu gebildet und vergehen wieder in den darauf folgenden Ruhestadien. Daß sie sich aber trotzdem in mancher Beziehung mit den übrigen keimbahnbegleitenden Substanzen vergleichen lassen, soll im folgenden Kapitel bei der Entstehungsgeschichte derartiger Substanzen diskutiert werden.

Betrachten wir nun noch die Verhältnisse bei der Keimbahn der Insekten.

Der oben beschriebene „pole-disc“ der Chrysomeliden, anfangs eine dichte, scheibenförmige Masse, lockert sich später auf, zerfällt in kleine, stark färbbare Körnchen, wird auf einen größeren Teil des Keimhautblastems verteilt und geht in die 16 Polzellen, die hier gebildet werden, ein; er kann in ihnen bis zu der Zeit beobachtet werden, da diese Polzellen durch den Polzellenkanal in den Embryo zurückkehren (Hegner 1909.) Interessant ist hierbei Hegners Beobachtung, daß bei den weiteren Mitosen dieser Polzellen die Körnchen des „pole-disc“ stets annähernd gleich auf beide Tochterzellen verteilt werden.

Hymenopteren mit spezifischen keimbahnbegleitenden Substanzen sind nach Silvestris Untersuchungen (1906, 1908) die Chalcididen. Bei Litomastix truncatellus Dalm. und Ageniaspis fuscicollis Dalm. gelangt der Keimbahnkörper, „nucleolo“ von Silvestri benannt, während der ersten beiden Teilungsschritte jeweils nur in eine Blastomere. Im Vierzellenstadium ändert

er seine Gestalt, legt sich nierenförmig dem Kern an, zerfällt, bildet um die Teilungsspindel einen Halbkreis und gelangt in Körnchenform in beide Tochterzellen. So kommt es, daß im 8-Zellenstadium zwei Zellen die Körnchen des zerfallenen „nucleolo“ besitzen. Dieselben erwiesen sich im Lauf der Entwicklung als Urgeschlechtszellen, ohne daß leider nähere Angaben gemacht werden, ob und wie sich das Schicksal der Keimbahngranula weiter verfolgen ließ. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei Encyrtus aphidivorus Mayr und Oophthora semblidis Aur. Hier bleibt der „nucleolo“ bis zum Ende der Furchungsperiode unberührt am hinteren Eipol liegen. Dann, wenn sich etwa im 64-Zellenstadium Zellgrenzen bilden, gelangt er in eine beschränkte, nicht genauer bestimmte Zahl von Zellen, dieselben teilen sich langsamer als die übrigen, nehmen die Lage der Polzellen der anderen Insekten ein und geben den Geschlechtsdrüsen den Ursprung, während die Zellen ohne Nucleolarsubstanz zu somatischen Zellen werden.

Wie der „pole-disc“ der Chrysomeliden wandelt sich auch die „Polplatte“ der Musciden (Noack, 1911) allmählich in eine Wolke kleiner Körnchen um, die das Keimhautblastem am hinteren Eipol tief dunkel färben. In ihrem Bereich rücken bei der Furchung eine Anzahl Blastodermkerne. Die Wolke teilt sich in soviel Abschnitte als Kerne in sie hineingeraten sind und bildet um jeden dieser Kerne einen feinkörnigen Halbmond. In diesen Polzellen, die sich im Lauf der weiteren Entwicklung als Urgeschlechtszellen erweisen, zerfällt der körnige Halbmond, verteilt sich diffus auf das ganze Plasma und kann dort bis zu der Zeit, da die Polzellen in die Entodermhöhle zurückkehren, verfolgt werden.

Eine derartige diffuse Verteilung des Plasmas der Urgeschlechtszellen findet sich auch bei Miastor (Kahle, 1908). Hier vereinigt sich nach Ablauf der zweiten Teilung der zu hinterst liegende der vier Furchungskerne mit dem „polaren Plasma“. Beim dritten Teilungsschritt stellt sich die Spindelachse dieses Kerns in die Längsrichtung des Eis. Der entstehende hintere Tochterkern rückt mitten in das „polare Plasma“ hinein,

während der vordere mit seinem Plasma ein Stück nach vorn wandert. Die am hinteren Eipol liegende Zelle nimmt einen Teil des Dotters in sich auf, grenzt sich durch eine Membran vom übrigen Dotter ab und bildet mit dem diffus über die ganze Zelle verteilten „polaren Plasma“ die Urgeschlechtszelle. Als dunkle Pigmentierung derselben läßt sich das „polare Plasma“ auch während der ganzen weiteren Entwicklung bis in ein junges Gonadenpaar von je vier Zellen verfolgen.

Im Gegensatz zu dieser diffusen Infiltration des Plasmas durch die keimbahnbegleitenden Substanzen ähnelt das Schicksal des Keimbahnplasmas von Chironomus wieder mehr dem von Sagitta und den Cladoceren geschilderten.

Während der ersten Furchungsteilungen verändert sich die bis dahin scharf konturierte wie wir oben schilderten, wurst- oder flaschenförmige Masse des Keimbahnplasmas. Sie lockert sich auf und verteilt sich kappenförmig über das Hinterende des Eis. Auf sie rückt im Vierzellenstadium einer der vier Furchungskerne mit dem ihn umgebenden Protoplasma zu, macht an ihrer Oberfläche angelangt nicht halt, sondern buchtet das die chromophile Masse enthaltende Blastem vor, schnürt es ab und teilt sich währenddessen. Hieraus resultieren zwei am hinteren Eipol gelegene „Polzellen“. Im Verlauf der Furchung folgen noch drei weitere Teilungen (Textfigur 1a zeigt eine solche Teilung, während b zwei Polzellen im Ruhestadium darstellt) der Polzellen, deren letzte jedoch nur noch eine Kernteilung, dagegen keine Plasmadurchschnürung mehr zustande bringt. Das Ergebnis sind acht zweikernige Polzellen, in deren Plasma sich keilförmige stark färbbare Einschlüsse befinden, Abkömmlinge des Keimbahnplasmas; denn bei jeder Teilung gelangten Abschnitte desselben jeweils in beide Tochterzellen. Auch die weitere Entwicklung dieser Polzellen, ihre Wanderung in das Innere des jungen Embryos (Textfigur 1c zeigt Polzellen zur Zeit ihres Durchbruchs durch das Blastoderm) und die Bildung der jungen Keimdrüse konnte von Hasper beobachtet werden. Je zwei der zweikernigen Urgeschlechtszellen schließen sich zusammen und bilden ein Syncytium mit je vier Kernen

in gemeinsamer plasmatischer Grundlage. „Das Keimbahnplasma verhält sich bei diesem Verschmelzungsprozess vollkommen passiv und liegt zu einer größeren Masse vereint oder in kleineren Portionen verteilt an verschiedenen Stellen des Plasmaleibes“ (Hasper, 1911, p. 593). Zur Zeit des Ausbaus der einzelnen Organsysteme liegen jederseits des Entodermkeims diese zwei Syncytien, die sich nun ihrerseits wieder zusammenlegen und, durch eine Furche voneinander getrennt, die junge Keimdrüse

Fig. 1 (aus Hasper).

bilden. (Textfigur 1 d zeigt eine solche aus zwei Syncytien von je vier Kernen zusammengesetzte Keimdrüse. Auf dem Schnittbild sind naturgemäß nicht alle acht Kerne getroffen).

Die Gonade einer frisch aus dem Ei geschlüpften Larve (soweit erstrecken sich Haspers Untersuchungen) besteht also aus acht Kernen, die entweder in einer gemeinsamen Plasmamasse liegen, oder in zwei Gruppen von je vier Kernen durch eine Ringfurche getrennt sind. Stets sind in ihrem Plasma noch Derivate des Keimbahnplasmas deutlich zu finden. (Textfigur 1 e.)

Diese Beobachtungen Haspers (1911) bestätigen die Mitteilungen Balbianis, die derselbe schon 1885 über die Bildung der Geschlechtsorgane von Chironomus machte. Balbiani, der nur lebendes Material untersuchte, machte auch schon darauf aufmerksam, daß die Polzellen immer eine wechselnde Zahl kleiner lichtbrechender Körnchen enthalten, die während der Bildung dieser Zellen aus dem körnchenartigen Dotter in die helle periphere Schicht des Eis und von da in die Polzellen gewandert sind. Da man damals von der Bedeutung derartiger Substanzen für die Keimbahn noch nichts wußte, kümmerte sich Balbiani auch nicht besonders um deren weiteres Schicksal; doch weist er trotzdem besonders darauf hin, daß die Anwesenheit dieser glänzenden Körnchen sehr viel dazu beitrage, den Platz zu erkennen, den die Polzellen während der folgenden Entwicklung einnehmen. Balbianis Untersuchungen erstrecken sich auch weiter als die Haspers; er verfolgte die Keimzellen nicht nur bis zur Bildung der jungen Geschlechtsdrüse, sondern bis zu dem Punkt, wo er schon deutlich Hoden und Ovar unterscheiden konnte.

b) Eigene Beobachtungen über das Verhalten der keimbahnbegleitenden Substanzen bei Chironomus.

α) In der indifferenten Geschlechtsdrüse.

Wie wir oben schilderten, hat Hasper die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und das Verhalten des Keimbahnplasmas in derselben bis zum Ausschlüpfen der jungen Larven aus dem Ei verfolgt.

Hier setzen nun meine Beobachtungen ein. Das erste Stadium, das ich untersuchte, ist eine Larve im Alter von einem Tag nach dem Verlassen des Eis. Die junge Keimdrüse bietet hier folgendes Bild (Fig. 1): In einer gemeinsamen Plasmamasse liegen acht Kerne eingebettet. An den meisten Drüsen ist die von Hasper (1911) beschriebene „Ringfurche", die die beiden Syncytien von je vier Kernen trennt, nur schwach sichtbar, meist nur am Rand als undeutliche Einkerbung (Fig. 1 rechts).

Innerhalb der gemeinsamen Plasmamasse liegen nun die für unsere Betrachtung wichtigsten Bestandteile der jungen Geschlechtsdrüse: Die Abkömmlinge des Keimbahnplasmas. Während aber Hasper dieselben bei der von ihm untersuchten Art als „Brocken von unregelmäßiger Gestalt und inkonstanter Größe" beschreibt, sind sie bei Chironomus tendens Fabr. von runder kugliger Gestalt. Mit Heidenhains Eisenhämatoxylin färben sie sich tief schwarz, mit Safranin-Lichtgrün leuchtend rot. Manche der Keimbahnkörper erreichen ein Viertel der Kerngröße, andere nur etwa ein Zehntel, wieder andere sind recht klein, jedoch auch dann durch ihre starke Affinität zu den basichromatischen Farben sehr deutlich. Auch die Zahl der im Plasma vorhandenen Einschlüsse wechselt sehr, am häufigsten finden sich sechs bis acht große und eine wechselnde Anzahl mittlerer und kleinerer. Die ganze Gonade ist umhüllt von einem dünnen Epithel, dessen mesodermaler Ursprung durch Haspers Untersuchungen (1911, p. 593) zweifelsfrei erwiesen ist. Auch die beiden glashellen Fäden, in die sich das Epithel verlängert und die als Suspensorien des Geschlechtsorgans dienen, wurden schon von Hasper beschrieben. (Auf meinen Figuren ist meistens nur eines derselben abgebildet, weil selten beide in dieselbe Schnittebene fallen; doch sind stets bis zur Zeit der Sonderung in Hoden und Ovar zwei solcher Fäden an beiden Polen der Keimdrüse vorhanden.)

Die ganze Gonade liegt, wie schon Hasper und Balbiani angaben, im sechsten Abdominalsegment (neuntes Körpersegment).

Die nächstälteren von mir konservierten Larven waren zwei und drei Tage alt. (Die Angabe der Tage entspricht immer der Zeit, die seit dem Ausschlüpfen der Larve aus dem Ei verflossen ist.) Eine Keimdrüse in diesem Alter (Fig. 2) hat im wesentlichen dasselbe Aussehen als die vorher beschriebene.

Ich habe dieses Stadium nur deswegen abgebildet, weil hier zum letztenmal und gerade besonders deutlich die später verschwindende Ringfurche zu sehen ist, und weil diese aus zwei Schnitten derselben Gonade kombinierte Figur zum erstenmal Zellgrenzen erkennen läßt, die, wie ich gleich vorausnehmen

möchte und wie auch aus den nächsten Figuren erhellt, selten so gut sichtbar sind als hier.

Wenn scheinbar die eine oder andere Zelle frei von Einschlüssen ist, so ist dies von der Dicke der Schnittführung bedingt.

Um diese Zeit müssen sich die acht Zellen teilen, denn Keimdrüsen vier Tage alter Larven zeigen 16 Zellen. Hier wie auch weiterhin scheinen die Mitosen sehr rasch abzulaufen, denn nur selten gelingt es, solche im Präparat zu erhalten. Zu dieser Zeit tritt auch mit den uns hier besonders beschäftigenden Einschlüssen eine Veränderung ein. Einzelne der großen Kugeln lockern sich auf und zerfallen in kleine (Fig. 3 und 4). Doch zeigen nicht alle Kugeln die Zerfallerscheinungen. Einzelne bleiben stets erhalten und überdauern diese Periode, die einige Tage anhält und wohl als ein Abschnitt zu deuten ist, in dem sich die Granula besonders lebhaft vermehren. Denn auf Schnitten durch elf und zwölf Tage alte Larven findet man in den Keimdrüsen mit einer größeren Anzahl von Kernen auch eine größere Anzahl von Plasmaeinschlüssen, die wahrscheinlich durch Heranwachsen der vorher in kleinere Brocken zerfallenen Kugeln gebildet wurden. Auch weiterhin behalten stets einige Kugeln das Bestreben zu zerfallen, wie schon ihr vakuolisiertes Aussehen (Fig. 5 bis 7) verrät, während auch hier stets einige ein kompakteres Aussehen zeigen und erhalten bleiben.

Ein solcher Zerfall der großen Kugeln in kleinere, die dann wieder heranwachsen, muß ja, wie uns die weitere Entwicklung der Keimdrüse zeigt, auch naturgemäß stattfinden, wenn wir nicht den unwahrscheinlichen Fall der Neubildung der Substanz, für die es keinerlei Anhaltspunkte gibt, annehmen wollen. Zugleich setzt eine lebhafte Vermehrung der Kerne und eine andere Anordnung derselben ein. Während bisher die Kerne unregelmäßig verteilt im Plasma lagen, erhalten sie jetzt eine Anordnung, die der schon von Balbiani geschilderten und abgebildeten entspricht. Mehrere Kerne mit dem zugehörigen Plasma liegen in einer Gruppe zusammen, die die Form einer Rosette hat. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die eine Rosette

bildende Gruppe von je einer Mutterzelle stammt. Der sichere Nachweis ist aber auf Schnitten, wie sie allein angewandt wurden, nicht zu führen.

Während sich bisher das Plasma der einzelnen Zellen nur undeutlich abgrenzen ließ, werden jetzt die Zellgrenzen besser sichtbar. In den Rosetten der Keimdrüse einer sechs Wochen alten Larve (Fig. 10) kann man meist recht gut die einzelnen eine solche Gruppe zusammensetzenden Zellen erkennen. An der dem Mittelpunkt der Rosette abgewandten Seite hat der Kern meist nur einen schmalen Saum zugehörigen Protoplasmas, dagegen sitzt ihm an der zentralen Seite das Plasma in Form eines Kegels auf, dessen Spitze in den Mittelpunkt der Rosette hineinragt.

Eine ähnliche Kegelform der Keimzellen ist schon sehr oft beobachtet worden; z. B. hat sie für Lepidopteren Schneider (1916) bei Deilephila euphorbiae beschrieben.

Mit der Rosettenbildung geht eine sehr charakteristische Umlagerung der Einschlüsse Hand in Hand; sie lagern sich stets in der Mitte einer Rosette, und hier findet man jetzt stets eine wechselnde Anzahl kugeliger Abkömmlinge des Keimbahnplasmas. Wir sahen vorher, daß diese sich auflockerten und in kleinere Kugeln zerfielen. Jeder neu gebildeten Rosette wird eine Anzahl von Einschlüssen zugeteilt, die dann wieder zu großen Kugeln heranwachsen.

Fig. 5 zeigt eine Mitose, in deren Plasma auch Einschlüsse zu sehen sind. Eine gleichmäßige Verteilung derselben, wie dies Hegner (1909) schildert, konnte ich nicht feststellen. Wie schon gesagt, verlaufen die Mitosen zu dieser Zeit sehr rasch; denn nur selten konnte eine beobachtet werden.

Das Epithel, dessen mesodermalen Ursprung wir schon bei der ganz jungen Keimdrüse erwähnten, ist zu dieser Zeit völlig herangewachsen und bildet jetzt eine deutlich sichtbare Umhüllung der Geschlechtsdrüse.

Hier sei nun angeführt, wie Balbiani (1885) die Geschlechtsorgane von Larven beschreibt, die die Größe von 3 bis 5 mm haben. Diese Tiere entsprächen ungefähr meinen Larven im Alter von vier bis fünf Wochen (Fig. 8 und 9):

»On observe à l'interieur de la membrane d'enveloppe des groupes de cellules piriformes disposées en rayonnant autour d'une masse centrale remplie de granulations réfringentes. Je considère ces groupes comme formés par des cellules-filles nées par bourgeonnement autour des cellules-mères primitives. La cellule-mère serait representée ici par la masse centrale granuleuse du groupe.» (p. 573.)

Wir sehen, daß die allgemeine Beschreibung der Drüse mit unseren Angaben übereinstimmt, nicht jedoch die Deutung, die Balbiani den einzelnen Elementen gibt, aus denen sie sich zusammensetzt. Wir wissen, daß die „zentrale Körnchenmasse" der Gruppe nicht etwa deren Mutterzelle darstellt, sondern aus nichts anderem besteht, als aus den Derivaten des einst im Ei am hinteren Pol liegenden Keimbahnplasmas, das wir während der fünf vorhergehenden Wochen des Larvenlebens beobachten konnten.

Im Verlauf seiner weiteren Schilderung der Gonade glaubt Balbiani Hoden und Ovar unterscheiden zu können, und zwar beruht diese Unterscheidung hauptsächlich darauf, daß sich in der einen Drüse, dem Hoden, mehr und kleinere Zellgruppen befinden sollen, als in der anderen, dem Ovar, wo er dieselben in geringerer Anzahl, aber viel größer an Umfang der einzelnen Zellen, feststellt. Ja sogar schon viel früher glaubt er eine solche Sonderung konstatieren zu können, denn von einer frisch aus dem Ei geschlüpften Larve berichtet er:

«On observe d'un individu à l'autre des variations que je crois pouvoir rapporter a des différences sexuelles. Examinées à l'état frais à travers les téguments transparents de la larve, on peut les ramener, sous le rapport de leur forme, à deux types. Chez quelques individus la glande est étroite et atténuée a ses extrémités, fusiforme; chez d'autres, elle est plus large, a extrémités plus ou moins obtuses, ovalaire. Sa taille est géneralement aussi un peu plus grande chez les derniers. La glande du premier type est un testicule; celle du second type un ovaire.». (p. 571.)

Hiezu muß ich bemerken, daß es mir weder gelungen ist bei frisch ausgeschlüpften Larven noch während der weiteren

Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zum Alter von sechs Wochen gewisse Unterschiede zu entdecken, so daß ich Geschlechtsorgane als Hoden, andere als Ovarien ansprechen konnte. In der äußeren Gestalt zeigen die Organe wohl manchmal Verschiedenheiten, manche erscheinen länger, gestreckt und schlanker (Fig. 9), andere mehr gedrungen und eiförmig gebaut (Fig. 10). In ihrem zelligen Aufbau dagegen konnte ich keinerlei Verschiedenheiten erkennen.

Das Material, das ich zu den soeben beschriebenen Stadien der postembryonalen Entwicklung der Geschlechtsorgane verwandte, entstammte meinen Zuchten. Die folgenden Phasen wurden aus Larven gewonnen, die ich vom Händler geschickt erhielt, und aus Puppen und Imagines, die ich aus denselben züchtete. Wie wir schon im zweiten Abschnitt auseinandersetzten, waren die jüngsten gesandten Larven nach meinen Schätzungen etwa acht bis vierzehn Tage älter als die ältesten gezüchteten, also sieben bis acht Wochen.

Bei ihnen zeigte sich zum erstenmal eine Differenzierung der Geschlechter, so daß man von dieser Zeit ab mit Sicherheit von Hoden und Ovar sprechen kann.

β. Das Verhalten der Keimbahnsubstanzen im Hoden.

Verfolgen wir zunächst das Schicksal des Hodens und besonders das Verhalten des Keimbahnplasmas in ihm, so sehen wir, daß hier die rosettenförmige Anordnung der Zellgruppen mit den zentral liegenden keimbahnbegleitenden Substanzen beibehalten wird. Der Hoden zeigt noch dasselbe Bild wie die indifferente Drüse der früheren Stadien, nur daß das Organ wieder größer und der Zellgruppen mehr geworden sind. (Fig. 11 gibt einen Ausschnitt aus dem Hoden einer sieben bis acht Wochen alten Larve wieder.) Die nun folgenden Entwicklungsphasen sind Larven entnommen, die etwa acht Tage vor der Verpuppung stehen. Die Zwischenzeit war lediglich gekennzeichnet durch eine Vermehrung der Spermatagonien, ohne daß sich auffällige Veränderungen, besonders im Schicksal der keimbahnbegleitenden Substanzen, bemerken ließen. Von jetzt ab

spielen sich die wichtigen Vorgänge der Spermatogenese ab. Und zwar findet man in demselben Hoden alle Stadien derselben von der Spermatocyte erster Ordnung bis zum fertigen Spermium. Die Spermatocyten erster Ordnung vor der Wachstumsperiode, deren Chromosomen eine synapsisartige Zusammenballung erleiden und die bereits herangewachsenen Spermatocyten erster Ordnung zeigen noch deutlich die rosettenförmigen Gruppen von Zellen mit kegelförmigem Plasma, die wir schon in der indifferenten Keimdrüse und im ganz jungen Hoden antrafen. Das Wichtigste ist aber für uns, daß auch sie noch im Zentrum die keimbahnbegleitenden Substanzen besitzen, die Abkömmlinge des ehemals im ungefurchten Ei am hinteren Pol gelegenen Keimbahnplasmas (Fig. 12 und 13).

Im Gegensatz zu allen früheren Autoren, die bald früher, bald später, wie wir dies zu Beginn dieses Abschnittes schilderten, die Keimbahnkörper aus den Augen verloren, ist es uns also gelungen, dieselben bei Chironomus bis zu der Zeit zu verfolgen, da im Hoden die Reifeteilungen einsetzen.

Kurz vor Beginn der ersten Reifeteilung umgeben sich nun die meisten Keimbahnkugeln mit einer Vakuole, lockern sich auf und zerfallen in kleine Körnchen.

Von dieser Zeit ab findet man im Plasma der Spermatocyten erster Ordnung, die die Reifeteilung durchmachen (Fig. 14), im Plasma der Spermatocyten zweiter Ordnung vor und während der zweiten Reifeteilung (Fig. 15) und auch im Plasma der Spermatiden kleine sich mit Heidenhains Hämatoxylin tiefdunkel färbende Körnchen. Ob aber diese Granula in Zusammenhang stehen mit den kurz vorher in kleine Körnchen zerfallenden Kugeln des Keimbahnplasmas, habe ich nicht mit Sicherheit entscheiden können. Hierzu müßte man eine größere Anzahl mit Benda'scher Methode behandelter Präparate untersuchen und nachweisen, daß diese Körnchen nicht etwa Mitochondrien sind. Wie aber schon im zweiten Kapitel erwähnt, ergaben die Versuche mit dieser Methode recht schlechte Erfolge. Ich möchte deshalb lediglich auf das zeitliche Zusammentreffen des Zerfalls der bis dahin die Keimbahn begleitenden Substanzen

mit dem Auftreten dieser Granula im Plasma der Spermatocyten erster Ordnung hinweisen.

Es muß nun noch berichtet werden, daß nicht alle in den Rosetten vorhandenen Keimbahnkörper zerfallen, sondern daß einzelne derselben erhalten bleiben, die dann deutlich zwischen den Spermatocyten und Spermatiden zu finden sind, wobei es den Anschein hat, als ob diese Kugeln frei im Lumen des Hodens lägen (Fig. 14—16). Eine zu ihnen gehörende oder sie umgebende Plasmapartie ließ sich selten erkennen. Auch im völlig ausgebildeten Hoden finden sich noch derartige stark dunkel gefärbte Einschlüsse, von denen ich jedoch dahingestellt sein lassen möchte, ob dies wirklich noch Abkömmlinge des ehemaligen Keimbahnplasmas sind, oder auf andere Weise während der Spermatogenese, vielleicht durch Abstreifung oder Degeneration, entstandene Gebilde.

Was den Zeitpunkt der Spermatogenese anbetrifft, so gehen die Reifeteilungen und die Umwandlung der Spermatiden in das Spermium, wie meist bei den Insekten, in Larven, die noch vor der Verpuppung stehen, vor sich.

Der Hoden der Puppe, der jetzt ganz mit fertig ausgebildeten Spermien erfüllt ist, ist von verlängert eiförmiger Gestalt, umhüllt von einem Epithel, das noch nicht stärker geworden ist, als die Umhüllung des jungen Hodens in Fig. 11.

Bemerkenswert ist noch, daß man hier zwischen den Spermien noch einzelne Gruppen zurückgebliebener Spermatogonien findet, die wohl nicht mehr verwendet werden und ganz die Bilder der im jungen Hoden beschriebenen Rosetten mit den zentralen Plasmaeinschlüssen wiedergeben.

γ) Das Verhalten der keimbahnbegleitenden Substanzen im Ovar. Dessen Bau und Entwicklung.

Das junge Ovar unterscheidet sich vom Hoden durch zwei Merkmale. Die indifferente Keimdrüse und ebenso der Hoden bis zu seiner völligen Entwicklung werden von einem einschichtigen Epithel umgeben, aus einem zweischichtigen Epithel dagegen besteht die Umhüllung des jungen Ovars.

Ob diese zweite Zellage durch Vermehrungsteilungen der Epithelzellen zustande kommt, oder ob sie aus undifferenziertem Keimmaterial hervorgeht, habe ich nicht klarlegen können, da das mir zur Verfügung stehende Material hierzu nicht ausreichte.

Innerhalb dieser mehrschichtigen Epithelhülle bietet sich noch das gleiche Bild von Rosetten mit den keimbahnbegleitenden Substanzen im Mittelpunkt.

Während aber im Hoden alle eine solche Gruppe zusammensetzenden Zellen gleich groß sind, finden sich im Ovar innerhalb derselben Rosette zwei verschieden große Zellsorten mit verschieden großen Kernen. Die umfangreichere Zelle mit größerem Kern erweist sich im Lauf der weiteren Entwicklung als Nährzelle, die kleinere als Eizelle.

Leider konnte ich nicht ergründen, welche Faktoren diese Keimzelldifferenzierung hervorrufen. Denn Mitosen zu dieser Zeit standen mir nicht zur Verfügung. (Fig. 17 zeigt eine Zellgruppe aus einem Ovar, in dem die Differenzierung in Ei- und Nährzelle schon vor sich gegangen ist. Infolge der Schnittführung sind vier kleinere und zwei größere Kerne mit dem zugehörigen Plasma getroffen.)

Eine besondere Kerneinlagerung, die wie der chromatische Ring der Dytisciden (Giardina 1901; Günthert 1910) durch ihre ungleiche Verteilung Ei- bezw. Nährzellen bestimmt, findet sich nicht. Es scheint vielmehr eine verschieden große Wachstumsintensität und eine verschiedene Weiterentwicklung der Kernstruktur beider Zellen ausschlaggebend zu sein. Denn während die Größenverschiedenheiten anfangs recht geringe sind, bleibt die Eizelle bald erheblich an Größe hinter der sehr schnell anwachsenden Nährzelle zurück.

Der Unterschied, der sich im Verhalten des Chromatins der beiden Kerne bemerkbar macht und der bald nach der Differenzierung der Keimzellen auftritt, besteht darin, daß sich im Keimbläschen neben dem Nucleolus die Chromosomen deutlich ausgeprägt erhalten, während sich im Nährzellkern außer dem bald eckig ausgezogen und lappenförmig werdenden Nucleolus

diffus verteiltes Chromatin findet, das auf eine intensivere Tätigkeit dieses Kerns schließen läßt.

Ganz ähnlich schildern mehrere Autoren die Vorgänge bei der Keimzelldifferenzierung anderer Insekten.

Nach Grünberg (1903) differenzieren sich bei Bombyx mori L. und Pieris brassicae L. die Keimzellen erst nach dem Synapsisstadium in Ovocyten und Nährzellen. In den Keimbläschen tritt wieder ein großer deutlicher Nucleolus auf, außerdem bleibt eine Anzahl Chromatinfäden erhalten. Im Nährzellkern tritt zuerst eine Anzahl großer runder Chromatinkörner auf. Sehr bald findet man dann Gruppen von kleinen Chromatinkörnern, die sich sehr regelmäßig aus vier einzelnen Körnern zusammensetzen und daher wie Vierergruppen (Tetraden) erscheinen. Bei der nun beginnenden Wachstumsperiode zerfallen die Vierergruppen in eine große Anzahl kleiner Chromatinkörnchen, welche später den ganzen Raum des Kerns gleichmäßig erfüllen. Die Kerne der Nährzellen erfahren noch ein bedeutendes Wachstum und sind in den fertig gebildeten Kammern den Keimbläschen weit überlegen.

Auch bei Deilephila euphorbiae (Schneider 1916) unterscheiden sich die durch die Ovogonien- und Ovocytenteilungen gebildeten Nährzellen in keiner Weise von der Eizelle. Beide durchlaufen das erste Stadium der Chromatinentwicklung, eine Art Fadenstadium, gemeinsam. Und erst nach diesem Synapsisstadium tritt die Keimzelldifferenzierung ein; in den Kernen der Nährzellen zerfallen die Nucleolen, während die Nucleolen des Keimbläschens erhalten bleiben.

Gleichlautend sind auch Paulckes (1900) Beobachtungen an Apis und die Marshalls (1907) an Polistes, daß die Chromosomensubstanz im Nährzellkern einen Zerfall erkennen läßt, während sie im Eizellkern erhalten bleiben.

Besonders interessant ist für uns die Parallele, die sich nach Brauns Darstellungen (1912) bei der Differenzierung der Ei- und Nährzelle von Forficula auricularia L. bietet, da dem Ei von Forficula ebenso wie dem von Chironomus nur eine Nährzelle zukommt. Hier gehen aus einer Ovocytenteilung

zwei einander völlig gleiche Zellen hervor, die sich erst später durch das ungleiche Verhalten des Chromatins als in Ei- und Nährzelle gesondert erkennen lassen. Während aber nach allen bisher vorliegenden Untersuchungen die Chromosomen des Keimbläschens als deutliche fädige Gebilde erhalten bleiben, in den Nährzellkernen dagegen ein Zerfall des Nucleolus und der Chromosomen eintritt, schildert dies Brauns gerade umgekehrt. Ich möchte, da auch meine Beobachtungen mit denjenigen Schneiders (1916) und der anderen Autoren übereinstimmen, glauben, daß Brauns eine Verwechslung der beiden Zellsorten während der ersten Entwicklungsstadien untergelaufen ist. Dagegen decken sich die Bilder, die er von späteren Stadien des Ei- und Nährzellkerns gibt, wieder mit meinen.

Bis zur Zeit der Keimzelldifferenzierung bestand auch im Ovar noch die rosettenförmige Anordnung der Zellgruppen mit den im Mittelpunkt liegenden keimbahnbegleitenden Substanzen. Bald macht sich nun hierin eine Änderung bemerkbar. Die rosettenförmige Anordnung wird aufgelöst; häufig sieht man, daß eine Ei- und eine Nährzelle nebeneinander liegen, wobei sich oft das Plasma der beiden berührt. Auch die bisher kugligen Keimbahnbegleiter bekommen in beiden Zellsorten ein anderes Aussehen. Sie werden, gerade wie wir dies auch beim Hoden sahen, vakuolisiert und zerfallen allmählich in kleine Körnchen.

Zu gleicher Zeit treten im Plasma der Eizellen sowohl als auch der Nährzellen wolkenartige Ansammlungen von kleinen Körnchen auf, die vielleicht auf diese Zerfallsprodukte der keimbahnbegleitenden Substanz zurückzuführen sind. Doch möchte ich dies ebensowenig wie bei den Einschlüssen in den Spermatocyten des Hodens mit Sicherheit behaupten. Hier wie dort bedürfte es einer Nachprüfung mit der Bendaschen Methode, ob wir in diesen Körnchen keine Mitochondrien zu sehen haben. Hier wie schon beim Hoden möchte ich lediglich auf die Gleichzeitigkeit des Zerfalls der kugligen Keimbahnkörper mit dem Auftreten der Granula im Plasma der Ei- und Nährzellen aufmerksam machen.

Sollten diese Körnchen wirklich ihren Ursprung von den Zerfallsprodukten des Keimbahnplasmas herleiten, so ist auch dann auf jeden Fall eine Verteilung auf Ei- und Nährzelle vorhanden und keine Bevorzugung der einen Zellsorte festzustellen.

Hinzufügen will ich noch, daß ich in selteneren Fällen im Plasma der Ei- und Nährzellen keine Körnchenansammlungen, sondern ähnliche kleine Kugeln in geringer Zahl gerade wie in den Spermatocyten fand. Auch bleiben stets einige der großen runden Einschlüsse erhalten, zerfallen nicht, sondern sind noch eine Zeit lang später sichtbar (Fig. 19 und Textfig. 2). Da diese Stadien der Fixierung einige Schwierigkeiten bieten und sich das Plasma oft zurückzieht, erwecken die zurückgebliebenen Keimbahnkörper den Eindruck, als ob sie frei im Lumen des Ovars lägen. Sie ähneln darin sehr den im Hoden beschriebenen, nicht zerfallenden Keimbahnsubstanzen, zu denen wir auch kein zugehöriges Plasma feststellen konnten.

Zur Zeit des Zerfalls der Keimbahnkörper zeigt auch das Epithel des Ovars Veränderungen.

Die innere Lage der beiden Epithelschichten wölbt sich in das Lumen des Ovars vor und bildet Buchten (Fig. 18).

In jede dieser Buchten wandert nun eine Eizelle und eine Nährzelle ein, die ein zusammengehöriges Paar bilden. — Denn bei Chironomus wird zur Ernährung jeder Eizelle nur eine Nährzelle verwendet. — Diesem ersten Paar folgen bald weitere in jede Epithelbucht. Das Epithel selbst hat sich während dessen noch weiter vorgewölbt und, wenn in eine Bucht eine Anzahl Zellpaare hineingelangt ist, schließt es sich, so das Epithel einer Eiröhre bildend (Fig. 19 und Textfig. 2).

Die äußere Lage von Epithelzellen dagegen wölbt sich nicht vor, sondern bildet die Umhüllung, das Peritoneum, des ganzen Ovars.

Auf Fig. 18 ist ein Teil der Ovarialwand abgebildet, die sich buchtenförmig vorzuwölben beginnt. Zwei Paare, je aus einer Eizelle und einer Nährzelle bestehend, sind schon in die Ausbuchtungen hineingewandert. Die Nährzellen unterscheiden

sich leicht durch ihre bedeutendere Größe von den Eizellen. Sodann ist auch im Nährzellkern das Chromatin in unregel-

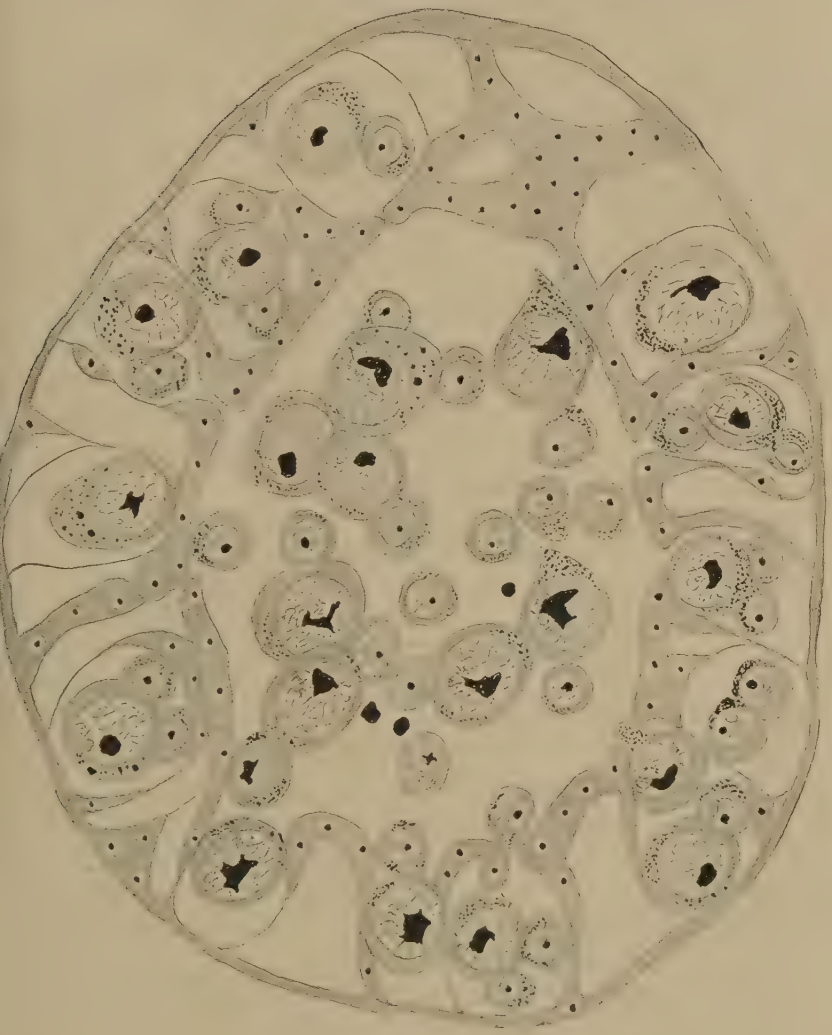


Fig. 2.

mäßige Fäden zerfallen, und der Nucleolus beginnt sich einzuschnüren. Das Keimbläschen dagegen besitzt einen runden

Nucleolus und die Chromosomen sind deutlich als solche zu erkennen.

Auch hier zeigen sich im Plasma der Ei- und Nährzellen die Ansammlungen kleiner Granula.

Fig. 19 und Textfig. 2 zeigen die kurz darauf folgende Entwicklungsphase. Zum Teil hat sich schon das Epithel um mehrere Ei- und Nährzellen geschlossen, zum Teil sind je eine Eizelle und eine Nährzelle im Begriff, in eine Epithelbucht hineinzuwandern, zum Teil liegen noch nicht einbezogene Zellen im Lumen des Ovars. Wenn wir zu diesen beiden Abbildungen noch Textfig. 3 heranziehen, die allerdings schon ein etwas älteres Stadium darstellt, so erkennen wir, daß bei Chironomus die Bildung der Eiröhren nicht nur einseitig vor sich geht, wie dies z. B. Heymons (1892) bei Phyllodromia germanica L. (Fig. 13—17) und Schneider (1916) bei Deilephila euphorbiae (Textfig. 3, 4 und 7) schildern und abbilden, sondern die Vorgänge der Eiröhrenbildung bei Chironomus gehen rund um das ganze Ovar vor sich, so daß wir nach Beendigung der im folgenden noch näher zu schildernden Vorgänge das Ovar am treffendsten mit einem Maiskolben vergleichen können.

Fig. 19 und Textfig. 2 zeigen, daß sich auch auf diesem Stadium noch im Plasma beider Zellarten Ansammlungen von feinen Körnchen feststellen lassen, die häufig in einem etwas vorgestreckten Plasmazipfel liegen. Im Lumen des Ovars finden sich häufig noch einige nicht zerfallene Keimbahnkörper. In einem Fall konnte ich auch feststellen, daß derartige noch nicht zerfallene Kugeln in eine junge Eiröhre einbezogen waren. Hier lagen in einem Schnitt durch eine schon vom Follikel abgeschlossene Eiröhre eine Ei- und eine Nährzelle und im Plasma derselben drei große stark färbbare Kugeln, wie in unseren früheren Rosetten.

Auch findet man manchmal im Lumen des Ovars Zellen in Degeneration, wie eine solche auf Fig. 19 inmitten der vier kugeligen Keimbahnkörper zu sehen ist. Vielleicht geht auf diese Weise ein Teil der Zellen zugrunde, denn auch auf späteren Stadien, wenn schon alle Eiröhren gebildet sind, findet

man im Kelchteil des Oviduktes noch öfters einige Zellen, die sich nicht weiter entwickelt haben und nicht in die Eiröhren einbezogen wurden, und die vielleicht zum Teil auch schon hier degenerieren.

Wenn sich das Epithel um eine Anzahl Ei- und Nährzellen geschlossen hat, bietet sich das in Fig. 20 wiedergegebene Bild.

In jeder solchen von Epithel umkleideten Eiröhre befinden sich mehrere Paare von Ei- und Nährzellen. Es sind natürlich auf einem Schnitt nicht alle in einer Eiröhre befindlichen Zellen getroffen, so in Fig. 20 drei Eizellen und zwei Nährzellen; jedoch erkennt man bei Vergleichung der zu einer Eiröhre gehörenden Schnitte, daß in jedem Eischlauch gerade so viel Eizellen als Nährzellen vorhanden sind. Am häufigsten fand ich je drei Nährzellen und drei Eizellen, von denen, wie schon früher dargetan und wie sich auch aus der weiteren Entwicklung ergeben wird, je eine Eizelle und eine Nährzelle ein zusammengehöriges Paar bilden. Doch fanden sich auch manchmal in einer Eiröhre vier bis fünf solcher Paare, also acht oder zehn Zellen.

Später umwächst das Eiröhrenepithel je ein Paar von Nähr- und Eizellen, die sich hintereinander angeordnet haben, so deren Follikel bildend (Textfig. 4).

In jeder Eiröhre beginnt nun eine Wachstumsperiode. Während im allgemeinen in den Eiröhren der Insekten alle dort vorhandenen Eizellen sich weiter entwickeln und nach und nach heranwachsen, so daß man die größten Eier in der Nähe des Eiröhrenstiels, die kleinsten in der des Endfadens findet, wächst bei Chironomus nur eine Eizelle, zugleich aber auch nur die eine zugehörige Nährzelle, und zwar jedesmal dasjenige Paar, das dem Eiröhrenstiel am nächsten liegt (Fig. 20). Die anderen Paare werden meist gar nicht oder selten ganz wenig größer, so auf dem Entwicklungsstadium verharrend, das sie schon bei der Bildung der Eiröhre hatten.

Bei diesem Heranwachsen des einen Ei- und Nährzellpaares nimmt auch die Eizelle an Größe zu, doch lange nicht wie die bald doppelt so groß werdende Nährzelle (Fig. 20—22).

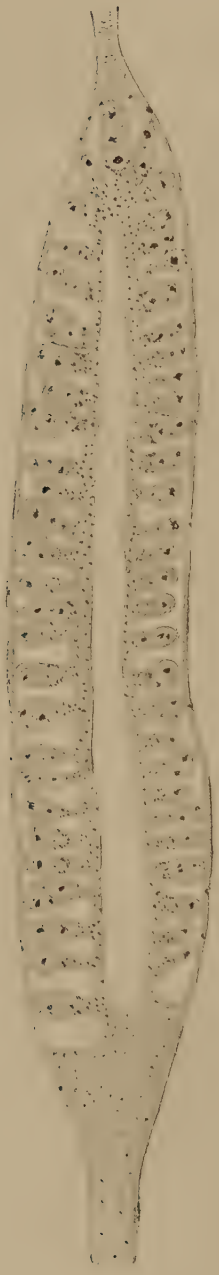


Fig. 3.

Auch in den Kernen gehen zu dieser Zeit wichtige Veränderungen vor sich. Der Nucleolus des Nährzellkerns hatte schon vorher begonnen, sich zu zerschnüren. Er wird jetzt vakuolisiert, die Einschnürungen schreiten fort, bis er schließlich in mehrere große Schollen zerfällt (Fig. 20—22, Textfig. 4). Das schon früher sich aus einzelnen Fäden und Partikelchen zusammensetzende Chromatin bildet jetzt ein Netzwerk, das sich weniger intensiv färbt als die großen Schollen.

Im Eikern dagegen ist der Nucleolus nach wie vor deutlich erhalten; die Chromosomen jedoch verschmelzen zu einem dunkel gefärbten Klumpen, dessen fädige Zusammensetzung man häufig noch erkennen kann.

Im Plasma der Ei- und Nährzellen sind wohl um diese Zeit noch dunkel gefärbte Körnchen vorhanden (Fig. 20—22), ob dieselben jedoch noch den früher erwähnten Granula entsprechen, erscheint hier recht fraglich; sie werden wohl eher als Produkte der zu dieser Zeit einsetzenden sekretorischen Funktion der Nährzellen aufzufassen sein.

Einen Schnitt durch das ganze Ovar zu dieser Zeit gibt Textfig. 3 wieder, eine einzelne Eiröhre aus diesem Ovar Fig. 21. Umgeben wird das ganze Ovar von einem schmalen plattenförmigen Epithel, das sich am vorderen Ende in einen Faden verlängert, der dem vorderen glashellen Faden der jungen einen Tag alten Keimdrüse und dem von Heymons (1892) geschilderten (und auf Fig. 17, ef1, abgebildeten) gemeinsamen Endfaden der Eiröhre entspricht. Am unteren Ende legt sich der Ovidukt an. In der Mitte des Ovars

verläuft ein Hohlraum, der sich in den Ovidukt fortsetzt und dem Eierkelch der anderen Insekten entspricht. Er ist von Epithel ausgekleidet, an das sich rund herum die einzelnen vom Follikel umgebenen Eiröhren, deren eine Fig. 21 wiedergibt, mittels des Eiröhrenstiels ansetzen, während sie am oberen Ende durch einen dem Endfaden der anderen Insekten entsprechenden epithelialen Faden an die gemeinsame Hülle des Ovars festgeheftet werden. (Diesen Endfaden der einzelnen Eiröhre zeigt Textfig. 4.)

Die zuletzt beschriebenen Ovarien (Fig. 21 und 22) entstammten Larven, die vor der Verpuppung standen. Tritt jetzt die Larve in das Puppenstadium ein, ich erinnere daran, daß zu dieser Zeit der Hoden schon völlig ausgebildet war, so zeigt das einzige sich in einer Eiröhre weiter entwickelnde Zellpaar das in Fig. 23 wiedergegebene Bild.

Im Nährzellkern ist der Nucleolus völlig zerfallen und besteht aus kleinen dunklen Schollen. Es sind dies Bilder, die sehr an die von Schneider (1916) bei Deilephila euphorbiae abgebildeten erinnern und die er folgendermaßen schildert: „Die sezernierende Funktion der Nährzelle beruht darauf, daß die Nucleolen des Nährzellkerns durch multiplen Zerfall in kleine Partikelchen zerlegt werden, von denen der an der Peripherie des Kerns gelegene Teil in das Plasma übergeht, wo er zu einer plasmaähnlichen Substanz verwandelt wird und von da in die Eizelle gelangt.“

Bei unserem Objekt sieht man an der Peripherie des Kerns und im Plasma der Nährzelle, besonders in dem der Eizelle zugewandten Teil derselben, Körnchen, deren wir schon früher Erwähnung taten (Fig. 21—23). Man darf vielleicht annehmen, daß Chromatinpartikelchen aus dem Nährzellkern in das Plasma übertreten, dort umgewandelt werden und dann in das Eizellplasma gelangen. Einen direkten Übertritt desselben sowie eine Öffnung an der Grenze von Ei- und Nährzellplasma, wie von den Autoren bei manchen anderen Objekten beschrieben, habe ich bei Chironomus nie beobachten können.

Zu dieser Zeit treten im Eizellplasma außer zahlreichen kleinen Körnchen große Dotterkugeln auf, die bei Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin je nach dem Grade der Extrahierung mit Eisenalaun bald tiefschwarz gefärbt sind, bald gelbliche Färbung zeigen. Das ganze Plasma zeigt zu dieser Zeit feinwabige Struktur, in der die Dotterkugeln und der Kern, der noch den Nucleolus neben dem verklumpten Chromosomenchromatin zeigt, liegen (Fig. 23).

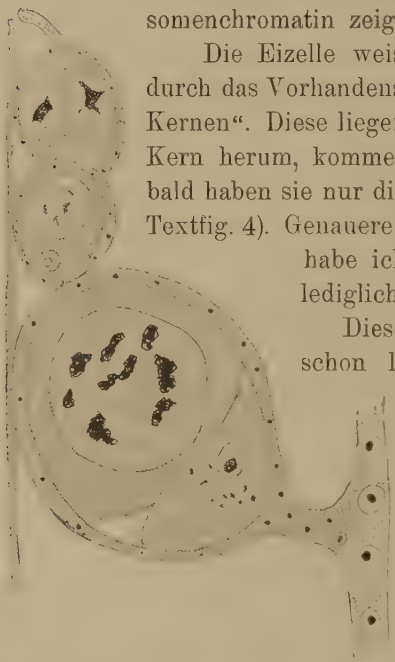


Fig. 4.

Die Eizelle weist noch eine Besonderheit auf durch das Vorhandensein von sogen. „akzessorischen Kernen“. Diese liegen in verschiedener Zahl um den Kern herum, kommen bald diesem an Größe gleich, bald haben sie nur die Größe des Nucleolus (Fig. 23, Textfig. 4). Genauere Untersuchungen über dieselben habe ich nicht angestellt, und möchte lediglich ihr Vorkommen notieren.

Diese merkwürdigen Strukturen sind schon längere Zeit aus den Eiern von Wespen, Hummeln und Ameisen bekannt (Blochmann 1854, 1886; Loyez 1908). Neuerdings wurden sie von Buchner bei vielen Hymenopteren studiert und für echte Kerne erklärt (1913). Auf dessen zur Zeit im Druck befindliche Arbeit über dieses Thema sei daher auch hier verwiesen. Für Dipteren gab es bisher nur dürftige Angaben von Pantel (1913), die schließen lassen, daß solche akzessorischen Kerne auch bei Carcelia cheloniae und Fausta radicum vorkommen.

Ihre Anwesenheit konnte ich nur während des Puppenstadiums feststellen. Im Ovarialei der Imago scheinen sie nicht mehr vorhanden zu sein. Dadurch unterscheiden sie sich wesentlich von allen sonst bekannten Fällen, in denen die Gebilde bis unmittelbar vor der ersten Reifeteilung erhalten bleiben.

Eine Eiröhre aus dem Ovar einer jungen Puppe gibt Textfig. 4 wieder. Sie zeigt, wie sich in einer Röhre nur eine Eizelle und eine Nährzelle entwickelt haben, während die anderen zurückgeblieben sind, sich in einzelne, vom Follikel umgebene Gruppen getrennt haben und den hinteren Teil der Eiröhre einnehmen. Durch das immer größer werdende vordere Paar werden sie ganz auf die Seite gedrängt, wo sie auch während der ferneren Entwicklung liegen bleiben. Ebenso kann man sie im fertig ausgebildeten Ovar kurz vor der Ablage der Eier als kleine Rudimente am oberen Ende des völlig entwickelten Eies liegen sehen. Da bei Chironomus alle Eier zu gleicher Zeit in Form einer Eierschnur abgelegt werden und das Weibchen kurz nach der Eiablage abstirbt, ist es ausgeschlossen, daß diese zurückgebliebenen Eier sich wie bei den anderen Insekten noch weiter entwickeln.

Während des Puppenstadiums treten Veränderungen nur noch insofern ein, daß die Eizelle mächtig heranwächst. In ihrem Plasma zeigen sich immer mehr Dotterkugeln, und wenn Ei- und Nährzellen etwa gleich groß sind, schlüpft das Tier aus der Puppenhaut aus.

Zur Zeit, wo die Tiere ausgeschlüpft sind, zeigt auch deren Ovar noch ein ähnliches Bild. Das Ei wächst weiter heran und in seinem Plasma häufen sich immer mehr Dotterkugeln. Der Eikern ist zu dieser Zeit in dem jetzt ganz mit Dotter erfüllten Ei wegen seiner Kleinheit nur schwer zu finden. Wenn das Ei fast doppelt so groß als die Nährzelle geworden ist, scheint deren das Ei versorgende Nährtätigkeit still zu stehen und es treten Vorgänge ein, die eng mit der Entstehung des Keimbahnplasmas verknüpft sind, und die wir im folgenden Abschnitt schildern werden.

Wir müssen noch erwähnen, daß schon früher einige Angaben über den Eierstock von Chironomus gemacht wurden.

Von diesen entfernen sich die Schilderungen Jaworowskis (1882, 1883) und A. Schneiders (1885) soweit von unseren heutigen zytologischen Anschauungen, daß sich ein näheres Eingehen auf dieselben erübrigt.

Beachtenswerter dagegen sind die Beobachtungen, die Grimm (1870) am Eierstock einer pädogenetischen Chironomusart gemacht hat. Zwar sind auch die Deutungen, die er den einzelnen Zellelementen gibt, heute durch unsere besseren Kenntnisse längst widerlegt, aber bei Betrachtung seiner Figuren ergeben sich doch manche Parallelen zu dem oben Berichteten.

So läßt seine Fig. 9 ganz gut eine junge Keimdrüse mit den rosettenförmigen Gruppen im Inneren erkennen.

Fig. 11 stellt recht deutlich einige der von mir beschriebenen Eiröhren dar, die auch schon Grimm als solche erkannte.

Die folgenden Fig. 12, 14, 15 stimmen auch gut mit den von mir gegebenen überein, nur daß jeweils der obere Teil des Grimmschen „Eis“ die Nährzelle ist, während erst der untere die Eizelle darstellt. Dagegen geben die Fig. 16 und 17 ein recht treffendes Bild des fertig entwickelten Eis.

4. Die Entstehung der Keimbahnsubstanzen.

a) Literaturüberblick.

Die Frage nach der Entstehung der keimbahnbegleitenden Substanzen war bis vor kurzem recht vernachlässigt. Meist begnügte man sich, einfach die Anwesenheit des Keimbahnplasmas am hinteren Eipol festzustellen, ohne sich weiter um dessen Entstehungsgeschichte zu kümmern; für andere Keimbahnkörper wieder wurden recht zweifelhafte Angaben gemacht, die meist eine Entstehung aus Kernderivaten annahmen: So Weismanns und Ischikawas (1889) „Kopulationszelle“ oder Grobbens (1879) „Richtungskörper“.

In ein interessanteres Stadium trat die Frage erst, als für Sagitta die merkwürdige Angabe gemacht wurde, daß der Keimbahnkörper das Derivat einer in das Ei eingewanderten fremden Zelle sei (Buchner 1910). Eine Zelle des Ovarialepithels rückt aus dem Verband der übrigen Epithelzellen in die Tiefe und in die Nähe der jungen Ovocyte. Während der weiteren Ausbildung derselben zum Ei rückt die Epithelzelle

immer näher und wird durch regelmäßig auftretende Vakuolen ganz vom Epithel getrennt. Wenn sich das Ei mit einer umfangreichen Hülle umgibt, wird die Epithelzelle ganz in dasselbe einbezogen. Hier verfällt sie nun einer rasch fortschreitenden Degeneration, bis sie zuletzt nur mehr einen runden oder mandelförmigen, mehr oder minder strukturierten, mit Heidenhains Hämatoxylin schwarz gefärbten Klumpen darstellt.

Diesen Befunden gegenüber stehen die Angaben Elpatiewskys (1910) und Stevens (1905, 1910), denen es nicht gelungen ist, eine derartige Entstehung des Keimbahnkörpers nachzuweisen und die denselben erst nach der Befruchtung ganz plötzlich im Ei auftauchen lassen.

In der gleichen Arbeit (1910 b) deutet Buchner die Angaben von Weismann und Ischikawa (1889) über die „Kopulationszelle im Daphnidenei" im folgenden Sinn: Nachdem er die Möglichkeit einer Entstehung derselben aus dem Keimbläschen in überzeugender Weise zurückgewiesen hat, kann sie nach seinen Darlegungen nur auf dem Wege der Einwanderung von außen in das Ei gelangt sein. Er vermutet, daß die „Kopulationszelle" entweder wie bei Sagitta eine Epithelzelle sei oder eine Nährzelle, da für beide Entstehungsmöglichkeiten im Ovar reichlich Gelegenheit vorhanden ist.

Kühn, der die Entwicklungsgeschichte der Cladoceren Daphnia und Polyphemus (1908, 1911, 1913) untersuchte, konnte anfangs (1908) Weismanns Angaben nicht bestätigen. In der zweiten Arbeit jedoch (1911) findet er die Verhältnise ganz, wie sie schon von Buchner gedeutet waren. Insbesondere beschreibt er aufs überzeugendste, daß fremde Zellen einwandern und zur Keimbahnsubstanz werden. Am Ende des Eiwachstums der Cladoceren liegen am vegetativen Pol des Eis die Reste der drei degenerierten Nährzellen, die bei diesen Crustaceen zur Ernährung eines Eis verwendet werden. Die Degeneration der Nährzellen schreitet fort, ihr Plasma sowie die Hülle der Kerne schwindet, die Nucleolarmasse stößt an das Eiplasma an, und wenn das Ei gereift ist, findet man stets einen Nährzellkern (seltener auch noch die beiden anderen) in das Ei

einbezogen und, wie die folgende Entwicklung zeigt, den Begleiter der Keimbahn bildend.

Durch diese Befunde werden auch Buchners Feststellungen bei Sagitta gegenüber Stevens und Elpatiewsky gesichert.

Nun entsteht die Frage, ob auch bei den anderen Formen die Keimbahnsubstanzen aus ähnlichen fremden Zellen entstanden sind.

Schon Buchner (1910 b) hielt dies für wahrscheinlich und wies besonders auf derartige Möglichkeiten für die Insekten mit ihren in mannigfaltigster Weise ausgebildeten Nährzellen hin.

Auch lauteten schon Wiemans (1910) Angaben über den „pole-disc" der Chrysomeliden in diesem Sinn. Ist es auch hier nicht eine ganze Nährzelle, die wie bei den Cladoceren in das Ei eindringt und den Keimbahnkörper bildet, so doch deren Sekret. Denn Wieman gelangt zu dem Schluß, dass „die Körnchen des ‚pole-disc' aus Teilchen bestehen, die dem Nährstrom des Eis entstammen und die an dessen hinterem Ende eine Anhäufung im Protoplasma bilden."

Auch für andere Insekten wurden jetzt Beobachtungen mitgeteilt, die die Bedeutung der keimbahnbegleitenden Substanzen in den Vordergrund rückten, so Buchners (1915) Angaben bei Dipteren und Hymenopteren:

Bei Asphondylia, einer Cecidomyide, erscheint an der Unterseite der Nährzellgruppe, die hier tief in das Eiplasma eingesenkt ist, eine granulierte, sich scharf vom Eiplasma abhebende Plasmamasse, die sich bald teilt. Die obere Partie löst sich bei der Dotterbildung langsam im Plasma auf, die untere dagegen wandert zum hinteren Eipol und wird hier zum Keimbahnplasma.

Durch diese Beobachtungen ist auch die Entstehung des Keimbahnplasmas von Miastor, ebenfalls einer Cecidomyide, gelöst. Denn hier findet sich (Kahle 1908; Hegner 1914) dieselbe Gruppe von Nährzellen, wie bei Asphondylia, eine ebensolche aus diesem „Nährzellsynccytium" austretende Plasmaportion. Nur setzten die Beobachtungen der Autoren eben stets zu spät ein, so daß ihnen diese Entstehungsweise entgehen mußte.

Ebenfalls sehr früh tritt (Buchner 1915) die Entstehung des Keimbahnplasmas bei Camponotus ein, nämlich in der jungen Oocyte, die noch nicht viel größer ist als die Nährzellgruppe.

Bei Ichneumoniden ist die Entstehung des Körpers besonders gut sichtbar, denn hier zieht vielfach eine granulierte besondere Straße von der Eintrittstelle der Nährbahn zu dem sich bildenden Keimbahnkörper.

Wesentlich später und etwas abgeändert geht nun die Entstehung des Keimbahnplasmas von Chironomus vor sich. Buchners Befunde (1915) seien hier noch kurz mitgeteilt, da ich dieselben später eingehender an Hand eigener Beobachtungen schildern werde. Die eine große Nährzelle des Chironomuseis platzt und ergießt sich in das Eiplasma. Ein Teil dieses Nährzellplasmas gerät in die hintere Eiregion und bildet sich dort zum Keimbahnplasma um.

Diesen Beobachtungen stehen nun eine Reihe anderer Angaben der widersprechendsten Natur gegenüber.

So soll nach Silvestri (1906, 1908) der Keimbahnkörper bei parasitischen Hymenopteren folgendermaßen entstehen:

Das Keimbläschen des Ovarialeis besitzt zwei Nucleolen, von denen der eine, der chromatische Nucleolus, in dem anderen eingebettet liegt, der plasmatischer Natur ist. Im völlig entwickelten Ei hat das Keimbläschen die Membram verloren und das Chromatin sich vom Nucleolus getrennt. Dieser liegt vakuolisiert, sehr chromophil, im hinteren Drittel des Eis, während der Chromatinnucleolus im vorderen Teil desselben, im Hals, sich in Form zweier Chromatinplatten befindet. Ersterer, der „nucleolo“ Silvestris, wird zum Keimbahnkörper.

Gegen Silvestris Angaben wendet sich Martin (1914), indem er nachweist, daß der „Nucleolus“ schon vorhanden ist, bevor die Kernauflösung stattfindet. Wenn es ihm auch nicht gelungen ist, die Entstehung des „Nucleolus“ zu klären, so scheinen uns doch seine Schilderungen, daß der hintere Eiteil von durch Eisenhämatoxylin geschwärzten Körnchen erfüllt und der „Nucleolus“ aus mehreren kleineren Körpern zusammengesetzt

sei, besonders aber auch Martins Abbildungen für eine Entstehung zu sprechen, wie sie auch für die anderen Insekten festgestellt ist, nämlich durch ein Sekret der Nährzelle.

Auch Hegner (1914 b) beschäftigt sich mit der Frage nach der Entstehung des „nucleolo“ und kommt zu dem Ergebnisse, daß zwei Oocyten durch Verschmelzung eine Eizelle ergeben, deren Keimbläschen vom Kern der einen Oocyte herstammt, während der „nucleolo“ vom Kern der anderen Oocyte gebildet wird, also dessen ganzen Chromatinbestand besitzt. Diese Annahme wird von Silvestri (1914) widerlegt, der jetzt für den „nucleolo“ den Namen oosoma“ prägt und es nun für möglich hält, daß derselbe von einer Körnchenmasse stammt, die vor seinem Auftreten haubenförmig dem hinteren Kernanteil aufsitzt.

In einer neueren Arbeit (1915) nimmt Hegner seine früheren Angaben zurück, kann aber auch jetzt nichts Positives zur Frage der Entstehung des Keimbahnkörpers der Chalcididen hinzufügen. Wir müssen somit die Frage nach dessen Genese in Anbetracht dieser widerstreitenden Meinungen noch als ungelöst betrachten.

Wie wir schon im dritten Abschnitt sahen, weichen die Copepoden im Verhalten ihrer keimbahnbegleitenden Substanzen recht von den übrigen Formen ab. Die „Außenkörnchen“ werden bei jedem Teilungsschritt im Umkreis eines Spindelpols neu gebildet und vergehen wieder im folgenden Ruhestadium. Und zwar treten sie im allgemeinen zum erstenmal bei Beginn der ersten Furchungsteilung auf.

Aber bei Diaptomus coeruleus Fischer ließ sich feststellen, daß sie bei dieser Art doch schon früher vorhanden sind, nämlich schon vor der Kopulation der Geschlechtskerne. Dies läßt uns vermuten, daß sie vielleicht doch nicht nur, wie Amma (1911) glaubt, „Endprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels“ sind, sondern daß auch sie einen ähnlichen Entstehungsmodus haben, wie die anderen Keimbahnsubstanzen. Um so mehr, als bei Cyclops fuscus die Keimzellen doch stets von einer spezifischen Plasmasubstanz begleitet werden, da hier die Körnchen nach der Mitose nicht resorbiert werden, sondern verklumpen,

die Ruheperiode überdauern und noch vorhanden sind, wenn die neuen „Ektosomen“ gebildet werden.

Wenn wir nun diese Betrachtungen zusammenfassen, können wir sagen, daß entweder ganze degenerierende fremde Zellen (oder wenigstens Teile von solchen) oder spezifische Sekrete von Nährzellen, also auch fremder Zellen, den Keimbahnkörper bilden.

Es sind dies zwei Erscheinungsgruppen, die auch sonst vorkommen können. So stammen z. B. bei Nährzelleinrichtungen Nährstoffe, die sonst durch die normale Tätigkeit einer Nährzelle gebildet werden, vom Degenerat dieser Zelle, das in das Ei aufgenommen wird.

b) Die Entstehung des Keimbahnplasmas von Chironomus.

Wir hatten im vorigen Kapitel Ei- und Nährzelle bis zu der Zeit verfolgt, da die sekretorische Tätigkeit der Nährzelle und damit auch das weitere Wachstum des Eis aufhörte.

Wie wir dort schon anführten, ist das weitere Schicksal der beiden Zellen eng mit der Entstehung des Keimbahnplasmas verknüpft, die schon von Buchner (1915) einigermaßen geklärt wurde. Seine Befunde haben wir schon ganz kurz bei der allgemeinen Besprechung über Entstehung der Keimbahnsubstanzen wiedergegeben.

Durch die Güte des Herrn Dr. Buchner hatte ich Gelegenheit, die hierauf bezüglichen Originalpräparate einzusehen; ich kann die durch dieselben gewonnenen Ergebnisse über die Bildung des Keimbahnplasmas vervollständigen.

Wie wir eingangs schilderten, setzte mit dem Stillstand der sekretorischen Funktion der Nährzelle auch das Wachstum der Eizelle aus. Rein zeitlich betrachtet, findet sich dieses Stadium bei Weibchen, die schon einen Tag vorher die Puppenhaut verlassen haben. — Vom Keimbahnplasma ist zu dieser Zeit keine Spur zu entdecken. — In den Ovarien, die einen halben Tag älteren Weibchen entnommen wurden, gehen nun folgende wichtige Ereignisse vor sich:

Die Grenze, die bisher stets zwischen Ei- und Nährzelle erhalten blieb, schwindet; das ganze Nährzellplasma ergießt sich in die Eizelle und schiebt dort den Dotter in der Längsachse des Eis beiseite. Vom vorderen Eipol, wo vorher die Nährzelle lag, bis in die Mitte des Eis erstreckt sich jetzt ein dotterfreier dichter Strom von Plasma.

Beim Platzen der Nährzelle bleibt der Kern derselben außerhalb des Eis liegen. Anfangs in das Ei eingesenkt, wird er später von demselben abgeschnürt und degeneriert hier unter mannigfaltigen Verästelungen und Einschnürungen.

Der in das Ei eingedrungene Strom von Nährzellplasma hat sich indessen in eine Anzahl von Inseln zerlegt, die das Ei in seiner Mitte erfüllen. Ein Teil derselben bleibt hier liegen und wandelt sich in Dotter um, während der andere Teil in die hinterste Eiregion gerät und dort, wie dies schon Buchner schildert, „zu einem unregelmäßigen Gebilde zusammenzufliessen scheint, das sich rasch verdichtet und sehr stark färbt und dessen oft ganz phantastische Gestalt eben durch eine solche Entstehung sich erklären würde".

Der ganze Vorgang spielt sich sehr rasch ab, denn während bei Weibchen, die einen Tag vorher aus der Puppenhaut geschlüpft waren, die Nährzelle noch wohl erhalten und noch keine Spur des Keimbahnplasmas zu sehen ist, findet das Platzen der Nährzelle und das Einwandern deren Plasmas im Eierstock einen halben Tag später fixierter Weibchen statt. Das Keimbahnplasma endlich ist einen halben Tag später, also in Eiern zwei Tage alter Weibchen, völlig ausgebildet.

Das Keimbahnplasma zeigt recht mannigfaltige Formen (Textfig. 5). Doch ist allen Arten eine flächenhafte, bandartige Form eigen, auch bei starker Extraktion, und nie ist die Substanz, wie dies Hasper abbildet, körnig. Doch mag sich dies bei den einzelnen Chironomusarten vielleicht verschieden verhalten, gerade wie wir es auch bei den späteren Derivaten dieses Keimbahnplasmas sahen. Während Hasper dieselben für Chironomus confinis? und Chironomus riparius? als Brocken von unregelmäßiger Gestalt beschreibt und dieselben aus Körnchen

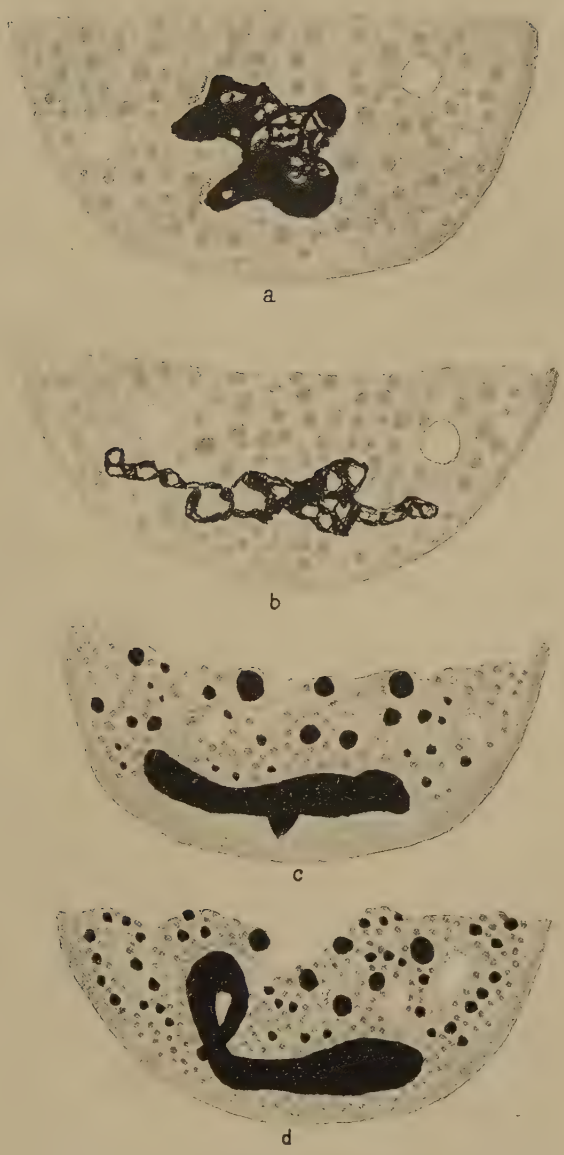


Fig. 5.

bestehend abbildet, sind sie bei Chironomus tendens Fabr. kuglige runde Gebilde von kompakter Struktur.

Was die färberische Reaktion des fertigen Keimbahnplasmas anlangt, so zeigt dieses starke Basichromatizität. Denn gerade wie wir es schon früher von seinen Abkömmlingen in den Keimzellen sahen, färbt es sich auch mit Safranin-Lichtgrün leuchtend rot.

Der Ableitung vom Nährzellplasma scheint dies allerdings auf den ersten Blick zu widersprechen; aber man muß hierbei bedenken, daß das letztere schon während der ganzen Dauer seiner Funktion ausgesprochen basichromatisch reagierte, so bei Färbung mit Boraxkarmin; auch bei Safranin-Lichtgrün zeigte es sich leuchtend rot.

Dieses färberische Verhalten teilt das Nährzellplasma von Chironomus übrigens mit sehr vielen jungen Eizellplasmen, z. B. dem der Patella (Jörgensen 1913).

Ferner kann ja auch kaum ein Zweifel darüber bestehen daß dieses Nährzellplasma sich nicht nur strukturell, sondern auch hinsichtlich seiner chemischen Beschaffenheit in dem neuen Medium (dem Eizellplasma) und unter dessen Mitwirkung verändert.

5. Die Bedeutung der keimbahnbegleitenden Substanzen.

Legen wir uns nun die Frage nach der Bedeutung der keimbahnbegleitenden Substanzen vor und vergleichen die Angaben der Autoren über diesen Punkt, so sehen wir, daß diese zu recht verschiedenen Ansichten gelangt sind.

Bald wird den Keimbahnkörpern eine direkt determinierende Fähigkeit zugeschrieben: durch ihre Anwesenheit werde der Gang der Keimbahn bestimmt; bald werden sie als bloße Dotterelemente angesehen, die die weiteren Teilungen und das Wachstum der Urgeschlechtszellen ermöglichen sollen, also lediglich Reservestoffe seien.

Die Frage nach der Bedeutung der Keimbahnsubstanzen scheint mir jedoch erheblich an Klarheit zu gewinnen, wenn

man ganz allgemein das Determinationsproblem heranzieht, also Fälle betrachtet, in denen nicht das Plasma der Geschlechtszellen, sondern dasjenige bestimmter somatischer Zellen durch besondere Granula oder durch Pigmentierung morphologisch vom Plasma der übrigen Zellen unterschieden ist.

Aus der Fülle des vorliegenden Stoffes möchte ich nur auf weniges hinweisen.

So ist der Entwicklungsgang der Velarzellen bei Neritina fluviatilis (Blochmann 1882) begleitet von spezifischen Plasmaeinschlüssen in Form lichtbrechender Körnchen, die bereits im Zweizellenstadium in beiden Zellen vorhanden sind und während der Furchung stets den Zellen zugeteilt werden, die sich schließlich als Zellen des Velums erweisen. Hier ergibt sich, besonders auch bei der Betrachtung der von Blochmann hierzu gegebenen Abbildungen, eine überraschende Übereinstimmung dieser Plasmabegleitung durch lichtbrechende Körnchen mit unserer Keimbahndetermination. Nur daß hier nicht der Entwicklungsgang der Geschlechtszellen, sondern der bestimmter somatischer Zellen, der Velarzellen, durch Plasmaeinschlüsse begleitet wird.

Ein schönes Beispiel, daß bestimmte Zellfolgen durch ein charakteristisches Pigment gekennzeichnet werden, bietet die Entwicklung von Strongylocentrotus lividus (Boveri 1901).

Hier werden durch ein orangefarbenes Pigment, das bestimmte Blastomeren ringförmig umgibt, diejenigen Zellen charakterisiert, die bei der Gastrulation den Urdarm und später das sich von demselben abzweigende sekundäre Mesenchym ergeben.

Nun finden sich aber unter den Echinodermen Arten, bei denen die Anlage der Organe, wie sich durch Experimente ergab, schon früh gesondert ist — bei Echinus z. B. entsteht der Urdarm aus derselben Region wie bei Strongylocentrotus —, ohne daß hier eine besondere Pigmentierung vorhanden ist.[1])

[1]) Vergl. hierzu auch Buchners eingehende Betrachtung über diesen Gegenstand (1915, p. 291 u. ff.).

Hieraus geht deutlich hervor, daß dieses Pigment keine determinierende, bestimmende, sondern lediglich eine die Bahn bestimmter Zellfolgen begleitende oder bezeichnende Eigenschaft hat.

Für unsere Frage nach der Bedeutung des Keimbahnplasmas ist dies von Wichtigkeit. Denn auch hier finden wir daß von Tieren derselben Ordnung die einen ein Keimbahnplasma besitzen, die anderen nicht. So tritt z. B. ein solches, auf bei den Hymenopteren in den Gruppen der Ichneumoniden, Cynipiden und Formiciden, während es bei Apiden völlig fehlt.

Ja, sogar bei ganz nah verwandten Arten ist ein derartiges verschiedenes Verhalten beschrieben worden, so neuerdings von Hegner (1915) bei Cynipiden, wo Diastrophus nebulosus ein Keimbahnplasma besitzt, während nahe stehende Arten, wie Andricus punctatus und Rhodites ignota, desselben entbehren.

Trotzdem scheint auch ohne sichtbare Einschlüsse eine frühe Sonderung der Geschlechtsorgane stattzuhaben.

So tritt nach Brauers Untersuchungen (1894, 1895) beim Skorpion schon zur Zeit, da das Blastoderm noch einschichtig ist und sich eben die ersten Dotterzellen zu bilden beginnen, die Genitalanlage auf und zwar in Gestalt von drei Zellen; dieselben „färben sich nicht intensiv, sie sehen eher hell, matt aus, wodurch sie sich besonders von den benachbarten Ektodermzellen unterscheiden“ (1894, p. 418).

Ebenso erscheinen auch bei Forficula (Heymons 1895) die Genitalzellen frühzeitig am hinteren Ende des Keimstreifens.

Gleichwohl kennen wir gerade von Arachnoideen und Orthopteren keine Fälle mit sichtbaren Keimbahneinschlüssen.

(Um den interessanten Vergleich zweier ganz nahe stehender Formen mit und ohne „Plasmadetermination“ — wie wir eben sahen, gibt es solche unter den Cynipiden — durchführen zu können, fehlen zur Zeit leider noch die nötigen embryologischen Grundlagen).

Wenn wir also sehen, daß trotz des Fehlens der Einschlüsse eine Keimbahn zustande kommt, müssen wir annehmen, daß die Einlagerungen im Plasma der Keimzellen gerade wie

die Pigmente oder die Körnchen in bestimmten somatischen Zellen keine determinierende Eigenschaft haben, sondern lediglich einen bestimmten Plasmabezirk kennzeichnen oder begleiten; und daß nicht die Keimbahnsubstanz, sondern diese Plasmazone auf den Lauf der Keimbahn einen bestimmenden Einfluß ausübt.

Zu solchen Schlüssen gelangte auch schon Boveri (1910) in seiner Untersuchung über die „Potenzen der Ascarisblastomeren", speziell auch bezüglich der Keimbahn.

Ascaris besitzt einen ganz anderen Determinationsmechanismus der Keimzellen als die bisher von mir beschriebenen Formen, nämlich durch „Diminution". Ohne auf diese allgemein bekannten Vorgänge näher einzugehen, führe ich nur an, daß in den somatischen Zellgenerationen eine Chromatinverminderung, eine „Diminution" bestimmter Chromosomenteile eintritt, während in den Geschlechtszellen und deren Vorfahren der ganze Chromatinbestand erhalten bleibt.

Nun führten aber Boveris Experimente („Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung", 1910) denselben zu dem Schluß, daß die Kerne ursprünglich gleichwertig sind, und „daß die Beschaffenheit des Plasmas es ist, welche das Schicksal der in ihm liegenden Chromosomen nach der einen oder anderen Richtung bestimmt".

Ferner: „ob ein Chromosoma diminuiert wird oder nicht, hängt ausschließlich von der Umgebung ab, in der es sich befindet" (p. 179).

Wir sehen also, daß ein spezifisches Plasma, in diesem Fall ohne daß besondere Einschlüsse nachgewiesen waren, auf das Verhalten der Kerne einen bestimmenden Einfluß ausübt.

Es sind dies Schlüsse, zu denen man auch ganz ungezwungen durch die Verhältnisse bei Miastor (Kahle 1908) gelangt.

Denn hier geht das Vorhandensein eines äußerlich gekennzeichneten Plasmas, dessen keimbahnbegleitende Eigenschaft wir früher schilderten, Hand in Hand mit einer Diminutionserscheinung, die, wenn sie auch in den Einzelheiten von der bei Ascaris vorhandenen abweicht, so doch im Prinzip

gleich ist, daß nämlich in den Geschlechtszellen, die überdies hier durch das „polare Plasma“ gekennzeichnet wird, Chromosomenteile erhalten bleiben, die den somatischen Zellen auf dem Wege der Diminution entzogen werden.

Wir sind also der Meinung, daß in allen Fällen einer ausgesprochenen Keimbahn sich wohl im Ei bereits ein spezifisches Plasma befindet, dessen Einschlüsse aber diese Differenzierung lediglich begleiten. (Auch Hegner 1914, 1915 gelangte schon zu einer recht ähnlichen Ansicht.)

Damit werden wir aber gezwungen, die Rolle der Keimbahnsubstanzen in anderer Richtung zu suchen.

Bei Chironomus haben wir gesehen, daß diese Substanzen noch lange erhalten bleiben und bis in die deutlich als Hoden und Ovar unterschiedenen Geschlechtsorgane zu verfolgen sind; in den Tochtertieren hatten sie die Fähigkeit anzuwachsen und sich durch Zerfall und erneutes Wachstum zu vermehren.

Auch die mehrfach beobachtete diffuse Durchdringung des Keimzellplasmas durch die Keimbahnkörper (Chalcididen, Dipteren) spricht gegen ein Zugrundegehen der Substanzen und für eine Tätigkeit in der jungen Gonade.

Die Auffassung, es handle sich um Dotter, wird durch das Erhaltenbleiben und Wachstum der Substanzen hinfällig, denn wären sie lediglich Reservestoffe, müssten sie allmählich aufgebraucht werden und an Masse abnehmen.

Auch muß der färberische Charakter der Keimbahnkörper berücksichtigt werden. Sie zeigen eine auffallende Basichromatizität und färben sich mit Safranin-Lichtgrün rot. Also zeigen sie eine Reaktion, die auch sonstige aktive Zellbestandteile, soweit sie neben den Kernen noch im Plasma vorhanden sind, allerdings auch Dotter, aufweisen.

Wir glauben nach Berücksichtigung aller dieser Momente nicht fehlzugehen, wenn wir in den Keimbahnsubstanzen Zellbestandteile sehen, die im Ei entstanden sind, aber erst in der jungen Gonade auf viele Urgeschlechtszellen verteilt zur Funktion gelangen und vielleicht auf den Stoffwechsel der Zellen einen Einfluß ausüben.

6. Zusammenfassung einiger Resultate.

1. Die Keimbahnsubstanz geht nach der Anlage der jungen Gonade nicht zugrunde.
2. Sie erhält sich in der Geschlechtsdrüse beider Geschlechter die längste Zeit hindurch in Form rundlicher Brocken von oft beträchtlichem Umfang.
3. Sie besitzt hierbei die Fähigkeit des Zerfalls und lebhaften Wachstums, stellt also sicherlich keine tote Substanz, etwa eine Art Dotter dar, sondern ist als ein aktiver Zellbestandteil anzusehen.
4. Ihre färberische Reaktion gleicht der der basichromatischen Substanzen.
5. Sie wird auf alle Ovogonien und Spermatogonien übertragen.
6. Im Hoden findet sie sich bestimmt noch auf dem Höhepunkt des Wachstums, Periode der Spermatocyte erster Ordnung. Bei den Reifeteilungen und in der Spermatide finden sich weiterhin Strukturen, die möglicherweise identisch sind.
7. Auch in die Ovocyten erster Ordnung scheint sie einzugehen, und zwar sowohl in die zum Ei als auch in die zur Nährzelle werdende. Eine differenzierende Rolle spielt sie also hier sicher nicht. Mit Beginn des Riesenwachstums der Ei- und Nährzelle aber schwindet sie, vielleicht auf dem Wege körnigen Zerfalls.
8. Eine Kontinuität zwischen den Keimbahnkörpern zweier Generationen besteht also nicht. Diese entstehen vielmehr jedesmal neu im fast ausgebildeten Ei.
9. Diese Neubildung fällt zeitlich mit dem Eintreten des Nährzellplasmas in das Ei gegen das Ende des Eiwachstums zusammen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß ein Teil desselben unter beträchtlichen Umwandlungen in den Körper eingeht, zumal auch bei anderen Insekten ein inniger Zusammenhang zwischen ihm und Nährzellprodukten nachgewiesen wurde.

10. In allen Fällen einer ausgesprochenen Keimbahn befindet sich im Ei ein spezifisches Plasma, dessen Einschlüsse jedoch lediglich diese Differenzierung begleiten und nicht etwa determinieren.
11. Diese Substanzen gelangen erst in der jungen Gonade, auf viele Urgeschlechtszellen verteilt, zur Funktion; vielleicht spielen sie in deren Stoffwechsel eine Rolle.
12. Die Sonderung in Hoden und Ovar geht sieben oder acht Wochen nach dem Ausschlüpfen der Larven aus dem Ei vor sich.
13. Die indifferente Keimdrüse und der Hoden sind von einem einschichtigen plattenförmigen Epithel umgeben. Innerhalb dieses Epithels ist in der indifferenten Geschlechtsdrüse und im Hoden bis zur Spermatocyte erster Ordnung der Zellinhalt in rosettenförmigen Gruppen angeordnet, in deren Mittelpunkt die Keimbahnsubstanzen liegen.
14. Das junge Ovar kurz nach der Differenzierung der Geschlechter besitzt ein mehrschichtiges Epithel. In den Zellrosetten treten zwei verschieden große Zellen mit verschieden großen Kernen auf. Die größere Zelle wird zur Nährzelle, die kleinere zur Eizelle.
15. Die innere Lage der beiden Epithelschichten wölbt sich in das Lumen des Ovars vor und bildet Buchten. In jede dieser Buchten wandert eine Anzahl von Ei- und Nährzellen hinein, hinter denen sich das Epithel schließt, so die Umhüllung einer Eiröhre bildend. Diese Vorgänge gehen rund um das ganze Ovar vor sich, so daß wir nach Ablauf derselben das Ovar am treffendsten mit einem Maiskolben vergleichen können.
16. Die äußere Epithelschicht wölbt sich nicht nach innen vor, sondern bildet die Umhüllung des ganzen Ovars.
17. Von den in eine Eiröhre gelangten Zellen entwickeln sich nur eine Eizelle und eine Nährzelle, die ein zusammengehörendes Paar bilden, weiter.

7. Literaturverzeichnis.

Amma, K. 1911. Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 6.

Balbiani, E.-G. 1885. Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes. Recueil zoologique Suisse. Tome 2.

Blochmann, F. 1882. Über die Entwicklung des Neritina fluviatilis Müll. Ztschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 36.

— 1884. Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verhandl. d. natw.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 3.

— 1886. Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschr. natw.-med. Vereins zu Heidelberg.

— 1887. Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten. Morph. Jahrb. Bd. 12.

Boveri, Th. 1887. Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eis von Ascaris megalocephala. Anat. Anz. Bd. 2.

— 1892. Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala. Sitzb. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. 8.

— 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupffer-Jena.

— 1901. Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 14.

— 1909. Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität. Arch. f. Zellf. Bd. 3.

— 1910. Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 3. Jena.

Brauer, A. 1894. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. I. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 57.

— 1895. II. ebenda. Bd. 59.

Brauns, Fr. 1912. Die Entstehung der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei Forficula auricularia L. Sitzb. u. Abh. naturf. Ges. Rostock. N. F. Bd. 4.

Buchner, P. 1910a. Keimbahn und Ovogenese von Sagitta. Anat. Anz. Bd. 35.

Buchner, P. 1910b. Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 1. Jena.

— 1913. Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneis und die Chromidienlehre. Biol. Zentralbl. Bd. 33.

— 1915. Praktikum der Zellenlehre. Berlin.

— 1916. Die akzessorischen Kerne im Hymenopterenei. Arch. mikr. Anat.

Driesch, H. 1891. Entwicklungsmechanische Studien. 1. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermen-Entwicklung. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.

— 1895. Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 2.

Elpatiewsky, W. 1910. Die Urgeschlechtszellenbildung bei Sagitta. Anat. Anz. Bd. 35.

Escherich, K. 1900. Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 77.

Friederichs, K. 1906. Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und die Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 85.

Giardina, A. 1901. Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Int. Monatschr. f. Anat. Physiol. Bd. 18.

Goldschmidt, R. 1904. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Histol. Unters. an Nematoden. II. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.

Grimm, O. v. 1870. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7) tome XV.

Grobben, C. 1879. Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 2.

Gross, J. 1903. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 18.

Grünberg, K. 1903. Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Günthert, Th. 1910. Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 30.

Haecker, V. 1889. Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

— 1897. Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat. Bd. 45.

— 1902. Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena. Ztschr. Natw. Bd. 37.

Hasper, M. 1911. Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 31.

Hegner, R. W. 1908. The effects of removing the germ-cell determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles. Biol. Bull. vol. 16.

— 1909a. The origin and early history of the germ cells in some Chrysomelid beetles. Journ. Morphol. vol. 20.

— 1909b. The effects of centrifugal force upon the eggs of some Chrysomelid beetles. Journ. Exp. Zool. vol. 6.

— 1911. Experiments with Chrysomelid beetles. III. Biol. Bull. vol. 20.

— 1914a. Studies on germ cells. I. The history of the germ cells in insects with special reference to the Keimbahn-derminants. II. The origin and significance of the Keimbahn-determinants in animals. Journ. Morphol. vol. 20.

— 1914b. Studies on germ cells. III. The origin of the Keimbahn-determinants in a parasitic Hymenopteron, Copidosoma. Anat. Anz. Bd. 46.

— 1915. Studies on germ cells. IV. Protoplasmic differentiation in the oocytes of certain Hymenoptera. Journ. Morphol. vol. 26.

Henneguy, L. F. 1896. Leçons sur la cellule. Paris.

Hertwig, O. 1912. Allgemeine Biologie. Jena. 4. Auflage.

Hertwig, R. 1907. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzb. d. Ges. f. Morph. Physiol. München.

— 1908. Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellf. Bd. 1.

Heymons, R. 1891. Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 53.

— 1913. Über die Entstehung der Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzb. Ges. naturf. Freunde Berlin.

— 1895. Die Embryonalentwicklung der Dermapteren und Orthopteren. Jena.

Jaworowski, A. 1882. Vorläufige Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über den Eierstock bei Chironomus und anderen Insekten. Zool. Anz. Bd. 5.

— 1883. Weitere Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über die Eierstöcke bei Chironomus sp. und einigen anderen Insekten. Ebenda. Bd. 6.

Jörgensen, M. 1913a. Zellenstudien. I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Arch. f. Zellf. Bd. 10.

— 1913b. Zellenstudien. II. Die Ei- und Nährzellen von Piscicola. Ebenda.

Kahle, W. 1908. Die Pädogenese des Cecidomyiden. Zoologica vol. 21, Heft 55.

Korschelt, E. 1886. Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insektenovariums. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43.

Korschelt E. und K. Heider. 1890—1910. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

Kowalewsky, A. 1887. Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Zentralbl. Bd. 6.

Kupffer, C. 1867. De embryogenesi apud Chironomos observationes. Kiliae.

Kühn, A. 1908. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex de Geer und Polyphemus pediculus de Geer. Arch. f. Zellf. Bd. 1.

— 1911. Über determinierte Entwicklung bei Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 38.

— 1913. Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus de Geer. Zoool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 35.

Lécaillon, A. 1898. Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Thèses de la faculté des sciences. Paris.

Loyez, M. 1908. Les „noyaux de Blochmann" et la formation du vitellus chez les Hyménopteres. C. R. Ass. Anat. 10 Réun. Marseille.

Marshall, W. S. 1907. Contributions towards the embryology and anatomy of Polistes pallipes. II. The early history of the cellular elements of the ovary. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 86.

Martin, F. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers Ageniaspis (Encyrtus) fuscicollis Dalm. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 110.

Meigen, J. W. 1818—1838. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insekten. Hamm und Aachen. 7 Bde.

Noack, W. 1901. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 70.

Pantel, Y. 1913. Recherches sur les Dipteres à larves entomobies. La cellule. T. 29.

Paulcke, W. 1901. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 14.

Ritter, R. 1890. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darms bei Chironomus. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 50.

Samassa, P. 1893. Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moina rectirostris. Arch. mikr. Anat. Bd. 41.

Schiner, R. 1862. Fauna austriaca. Die Fliegen (Diptera). Wien.

Schneider, A. 1885a. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beiträge. Breslau. Bd. 1.

— 1885b. Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metarmophose des Herzens bei Insekten. Ebenda.

Schneider, K. 1916. Die Entwicklung des Eierstockes und des Eies von Deilephila euphorbiae. Arch. f. Zellf. Bd. 14.

Silvestri, F. 1906. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus (Dalm.). Boll. Labor. Zool. R. Sc. Agr. Portici. vol. I.

Silvestri, F. 1908. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. II. Sviluppo dell' Ageniaspis fuscicollis (Dalm.). III. Sviluppo dell' Encyrtus aphidivorus Mayr. IV. Sviluppo dell' Oophtora semblidis Aur. Boll. Labor. Zool. R. Sc. Agr. Portici. vol. III.

— 1914. Prime fasi di sviluppo del Copidosoma Buyssoni (Mayr), Imenottero Calcidide. Anat. Anz. Bd. 47.

Stevens, N. M. 1905. Further studies on the ovogenesis of Sagitta. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. 21.

— 1910. Further studies on reproduction in Sagitta. Journ. Morph. vol. 21.

Stuhlmann, F. 1886. Die Reifung des Arthropodeneis nach Beobachtungen an Insekten, Myriapoden und Peripatus. Ber. naturf. Ges. Freiburg. Bd. 1.

Weismann, A. 1864, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig.

— 1866. Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.

— 1882. Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Festgabe f. Henle.

Weismann, A. und C. Ischikawa. 1889. Über die Parakopulation im Daphnidenei sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb., Anat. Abt. Bd. 4.

Wiemann, H. L. 1910a. The pole disc of Chrysomelid eggs. Biol. Bull. vol. 18.

— 1910b. A study in the germ cells of Leptinotarsa signaticollis. Journ. Morph. vol. 21.

— 1910c. The degenerated cells in the testis of Leptinotarsa signaticollis. Journ. Morph. vol. 21.

Wilke, G. 1912. Zur Frage nach der Herkunft der Mitochondrien in den Geschlechtszellen. Anat. Anz. Bd. 42.

Wilson, E. B. 1900. The cell in development and inheritance. New-York.

8. Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit Zeiß homogene Immersion 2 mm und Kompensations-Okular 8 mit Hilfe eines Abbeschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe gezeichnet. (Tubuslänge 160 mm.)

Tafel I.

Die Figuren 1—10 stellen Längsschnitte durch indifferente Keimdrüsen dar.

Fig. 1. Geschlechtsorgan einer Larve, die einen Tag vorher aus dem Ei geschlüpft ist. In gemeinsamer plasmatischer Grundlage acht Kerne (von denen auf diesem Schnitt nur sechs getroffen sind) und eine Anzahl verschieden großer, runder oder länglicher Keimbahnsubstanzen.

Fig. 2. Keimdrüse einer jungen Larve, drei Tage nach Verlassen des Eies. Auf dieser aus zwei Schnitten derselben Keimdrüse kombinierten Abbildung sind Ringfurche und Zellgrenzen deutlich sichtbar. Wenn scheinbar die eine oder andere Zelle frei von Einschlüssen ist, so ist das von der Dicke der Schnittführung bedingt.

Fig. 3. Genitalorgan einer sechs Tage vorher ausgeschlüpften Larve. Zehn der 16 auf diesem Stadium vorhandenen Kerne sind im Schnitt getroffen. Teilweiser Zerfall der Einschlüsse.

Fig. 4. Geschlechtsdrüse einer einen Tag älteren Larve. Der teilweise Zerfall der Keimbahnsubstanzen hält noch an.

Fig. 5. Gonade einer 14 Tage alten Larve. Keimbahnsubstanzen wieder herangewachsen. Ein Teil zeigt durch sein vakuolisiertes Aussehen den Beginn eines neuen Zerfalls an. Die linke der beiden Mitosen zeigt vier kleine runde Keimbahnkörper.

Fig. 6. Keimdrüse einer 19 Tage alten Larve. Die großen Keimbahnkugeln sind zum Teil wieder in kleinere zerfallen. Die Zellen beginnen sich in Rosetten anzuordnen.

Fig. 7. Geschlechtsorgan einer Larve, drei Wochen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei.

Fig. 8. Gonade einer vier Wochen alten Larve. Fortschreitende rosettenförmige Gruppierung der Zellen. Die ganze Gonade wird von einem deutlich sichtbaren Epithel umhüllt.

Fig. 9. Geschlechtsdrüse einer fünf Wochen alten Larve. Diese Abbildung ist aus zwei Schnitten derselben Gonade kombiniert. Daher sind auch hier beide Aufhängefäden getroffen.

Fig. 10. Keimdrüse einer sechs Wochen alten Larve. Acht Rosetten mit Plasmaeinschlüssen getroffen.

Die Figuren 11—16 geben Ausschnitte oder Zellgruppen aus dem Hoden wieder.

Fig. 11. Ausschnitt aus jungem Hoden einer sieben bis acht Wochen alten Larve. (Manche der Einschlüsse zeigten auffallenderweise auf diesem Schnitt eine etwas hellere Farbe als die übrigen.)

Fig. 12. Spermatocyten erster Ordnung vor der Wachstumsperiode. Die Chromosomen zeigen eine synapsisartige Zusammenballung.

Fig. 13. Spermatocyten erster Ordnung nach der Wachstumsperiode. Im Plasma sind noch deutlich Keimbahnsubstanzen erhalten.

Fig. 14. Erste Reifeteilung. Im Plasma treten Körnchen auf, die möglicherweise von den kurz zuvor zerfallenden Keimbahnsubstanzen herstammen.

Fig. 15. Zweite Reifeteilung. Auch hier finden sich im Plasma deutlich sichtbare Granula. Außerdem noch zwei große scheinbar frei im Lumen liegende Keimbahnkugeln erhalten.

Fig. 16. Spermatiden. Im Plasma noch immer dunkel gefärbte Körnchen sichtbar.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf Entwicklungsphasen des Ovars.

Fig. 17. Zellgruppe aus dem Ovar einer etwa acht Wochen alten Larve. Vier Eizellen und zwei Nährzellen mit vier Keimbahnkörpern in einer Gruppe.

Fig. 18. Beginn der Eiröhrenbildung. Die Innere der beiden Epithelschichten beginnt sich vorzuwölben. Zwei Paare aus je einer Eizelle und einer Nährzelle bestehend, wändern in Epithelbuchten ein. Im Plasma beider Zellsorten Ansammlungen kleiner Körnchen, die vielleicht mit den kurz vorher zerfallenden Keimbahnkörpern identisch sind. Ein Keimbahnkörper ist noch nicht zerfallen und liegt scheinbar frei im Lumen.

Fig. 19. Fortschreiten der Eiröhrenbildung. Zum Teil sind die Eiröhren schon geschlossen, zum Teil sind Zellpaare im Begriff in die Epithelbuchten einzuwandern. Im Plasma der Ei- und Nährzellen teilweise noch Körnchen zu sehen. Im Lumen des Ovars vier übrig gebliebene Keimbahnkörper. Ebendort auch eine Zelle in Degeneration. (Dasselbe Stadium im Querschnitt gibt Textfigur 2 wieder.)

Fig. 20. Fertige Eiröhre. Im Schnitt sind zwei Nähr- und drei Eizellen getroffen. Der obere Teil der Eiröhre, wo sich dieselbe mit dem Endfaden an die Ovarialwand anheftet, ist auf diesem und dem nächsten Schnitt nicht getroffen, dagegen auf Textfigur 4 zu sehen. Links ein Stück der Auskleidung des Kelchteils des Ovidukts. Im Nährzellkern beginnt der Nucleolus sich einzuschnüren, während das Chromosomenchromatin zerfällt. Dagegen zeigt der Eikern einen runden Nucleolus und fädige Chromosomen.

Fig. 21. Eiröhre einer etwas älteren Larve. — Es wurden zu dieser und den folgenden Figuren solche Schnitte gewählt, auf denen nur ein Ei- und Nährzellpaar, natürlich das sich entwickelnde, getroffen war. Textfigur 4 gibt das Bild einer gleichaltrigen Eiröhre, auf denen auch die zurückgebliebenen Zellpaare sichtbar sind. — Im Keimbläschen sind die Chromosomen verklumpt.

Fig. 22. Eiröhre einer kurz vor der Verpuppung stehenden Larve. Im Nährzellkern schreitet der Zerfall des Nucleolus, der sich hier schon in zwei Schollen zerschnürt hat, fort. Das Chromosomenchromatin ist völlig zerfallen und bildet ein Netzwerk, das sich weniger intensiv färbt als die Schollen des Nucleolus.

Fig. 23. Ei- und Nährzelle aus dem Ovar einer Puppe. Im Eiplasma liegen um den Kern eine Anzahl akzessorischer Kerne. Ferner sind mehrere Dotterkugeln vorhanden. Im Nährzellkern ist der Nucleolus völlig in kleine Schollen zerfallen, die sich stärker färben, als das dem Chromosomenchromatin entstammende Netzwerk. Im Keimbläschen Nucleolus und verklumptes Chromosomenchromatin.

9. Erklärung der Textfiguren.

Figur 1. Das Keimbahnplasma (Kpl) von Chironomus während der embryonalen Entwicklung (aus Hasper).

a) Polzellen in Teilung.
b) Ruhende Polzellen.
c) Urgeschlechtszellen zur Zeit des Durchbruchs durch das Blastoderm.
d) Durch Aneinanderlagerung der beiden Syncytien entstandenes Geschlechtsorgan zur Zeit der Zusammenziehung des Keimstreifs.
e) Längsschnitt durch Geschlechtsdrüse mit Suspensorien einer kürzlich ausgeschlüpften Larve.

Figur 2. Querschnitt durch ein Ovar zur Zeit der Eiröhrenbildung. (Zeiß homog. Immers. 2 mm, Kompens. Ok. 8.)

Figur 3. Längsschnitt durch ein junges Ovar. (Vergr. 155 fach.)

Figur 4. Eiröhre einer Puppe. (Reichert, Kompens. Ok. 4 und Zeiß homog. Immers. 2 mm.)

Figur 5. Verschiedene Formen des Keimbahnplasmas von Chironomus. Zeiß homog. Immers. 2 mm, Kompens. Ok. 8.)

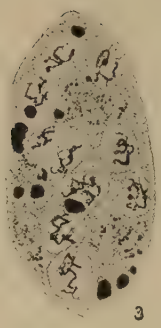
Lebenslauf.

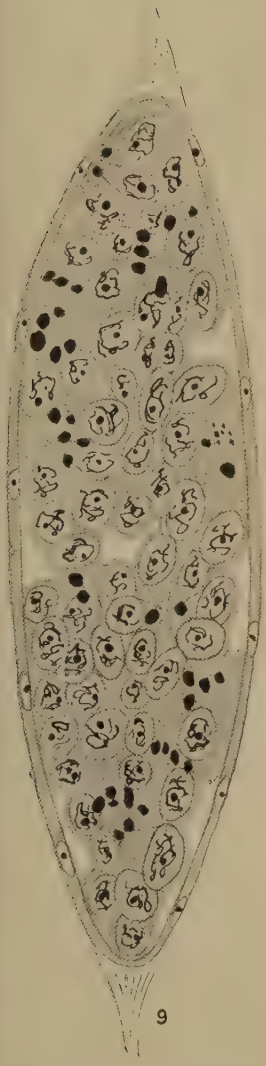
Am 24. Juni 1893 wurde ich Hans Sachtleben zu Magdeburg (preuß. Provinz Sachsen) geboren als Sohn des Hans Friedrich Karl Sachtleben, Zahnarzt daselbst, und der Else Mathilde, geb. Roderwald.

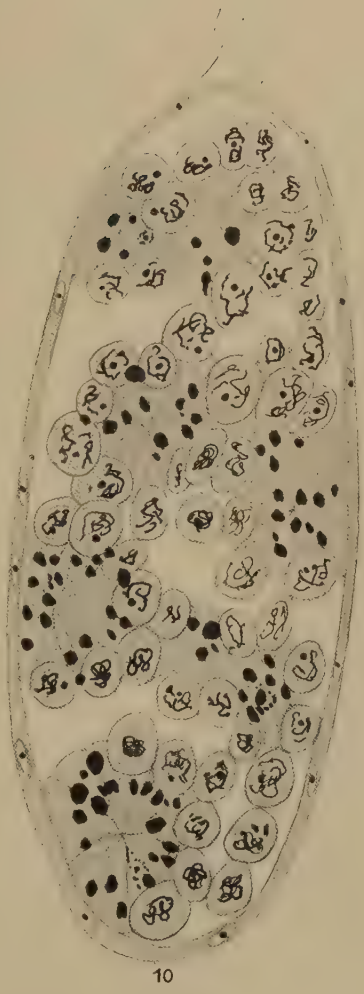
Nach Übersiedelung meiner Eltern nach Bad Homburg v. d. H. (Provinz Hessen-Nassau) besuchte ich dort die Vorschule und das humanistische Gymnasium, woselbst ich am 1. März 1912 das Reifezeugnis erhielt.

Vom Frühling 1912 bis Winter 1916 war ich in der philosophischen Fakultät Sektion II der Universität München immatrikuliert, hörte Vorlesungen bei den Herren Professoren bezw. Privatdozenten Buchner, Goebel, Goldschmidt, Graetz, Hegi, Hertwig, Kupelwieser, Maas, Meyer, Paul, Rothpletz, Zimmer und besuchte Praktika bei den Herren Professoren Goebel, Goldschmidt, Hertwig, Rothpletz, Zimmer.

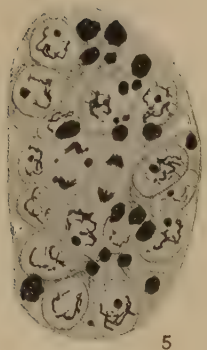
Vorliegende Arbeit entstand im Zoologischen Institut München. Sie beschäftigte mich vom Herbst 1914 bis Herbst 1916.



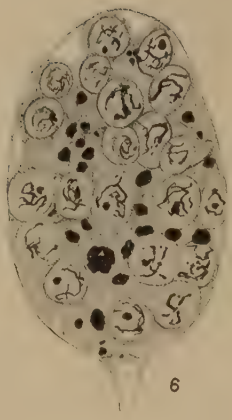




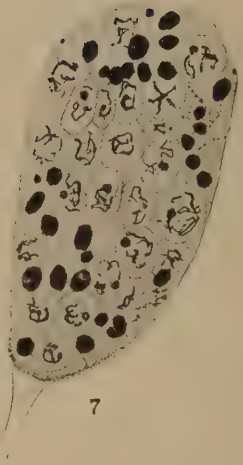
Tafel I Figuren 1 mit 16.



5

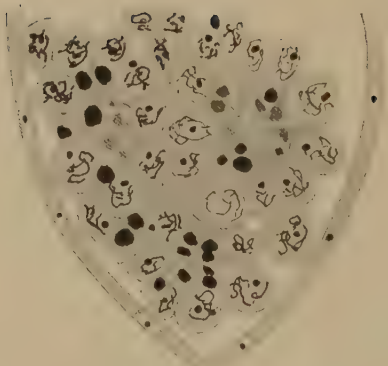


6



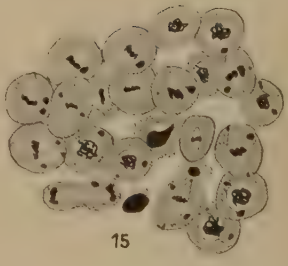
7

8

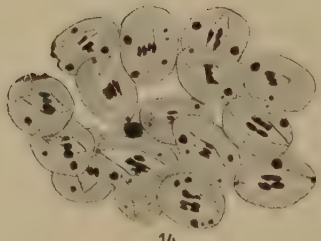


11

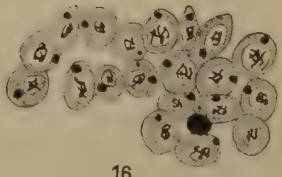
12



15

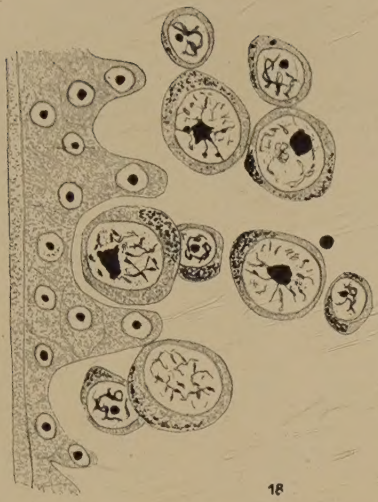


14

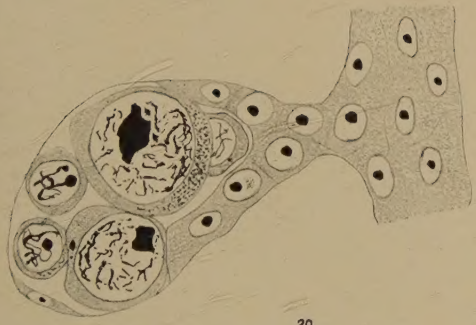


16

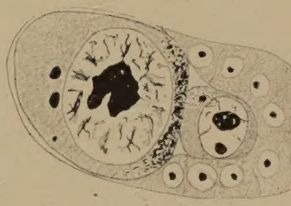
17.



18

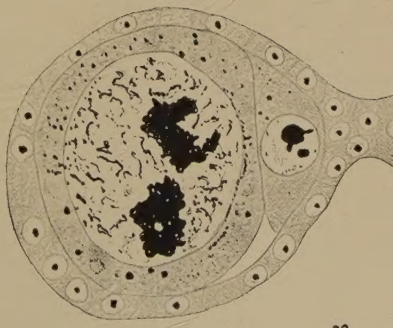


20.



21.

Tafel II
Figuren 17 mit 23.



22.

19.

23.